

Este documento ha sido realizado con un financiamiento de la embajada de Noruega en el marco del proyecto "Control de la roya del café en Mesoamérica". Su finalidad es poner a disposición de los técnicos de habla hispana una revisión de literatura sobre la roya en Español. Este documento es una primera versión que esperamos poder actualizar periódicamente. Sus comentarios y aportes para mejorarlo y completarlo son bienvenidos. Por favor, contactarnos a las direcciones electrónicas indicadas abajo de la primera página.

Sugerimos citar este documento así:

Avelino, J. Rivas, G., 2013. La roya anaranjada del cafeto. Versión electrónica n°1 del 03/12/2013. 47 p.

LA ROYA ANARANJADA DEL CAFETO ¹

Versión 1 del 03/12/2013 ²

Jacques Avelino³

Galileo Rivas⁴

1. Origen y distribución de la roya anaranjada

La roya anaranjada del cafeto fue reportada formalmente por primera vez a principios de 1869 en una plantación de la isla asiática de Ceilán, hoy Sri Lanka. En ese mismo año, el micólogo británico Berkeley describió y nombró el hongo responsable de la enfermedad: *Hemileia vastatrix*. La repentina aparición de la enfermedad y su rápida expansión en una región tan alejada de los centros de origen y de diversificación del cafeto, localizados en África central y África oriental, desató una gran polémica sobre el origen de ésta. Lo esperado hubiera sido que el hongo se detectara primero en África, pues los centros de origen de un hospedero y sus patógenos suelen coincidir [113]. La coexistencia entre una planta y un hongo conduce normalmente a una coevolución de ambos, la cual se traduce por la expresión de una gran variabilidad genética en cuanto a la resistencia de la planta hacia el hongo y en cuanto a la virulencia del hongo hacia la planta. Ahora bien, las especies originarias de Ceilán e India, pertenecientes al género *Psilanthus*, que hoy se propone de incluir en el género *Coffea* [60], son altamente susceptibles a la enfermedad, lo que comprueba que ésta es de un origen ajeno a esos lugares. La hipótesis más verosímil es que la roya anaranjada fue introducida a Ceilán desde África del Este, en forma accidental a través de plantas infectadas, siguiendo la expansión imperial británica, la cual facilitó el movimiento de personas y bienes, y por consiguiente de plantas y sus patógenos [128]. Al llegar a Ceilán, la enfermedad encontró condiciones propicias para su desarrollo, tanto de clima como de sistema de cultivo. La isla está, en efecto, bajo el régimen de lluvias monzónicas, lluvias abundantes que favorecen varios procesos de la enfermedad, como se verá más adelante. Por otro lado, los colonos Europeos habían establecido plantaciones homogéneas con materiales susceptibles, a pleno sol, propiciando altas producciones, otro factor que favorece la enfermedad. Finalmente, pocas opciones de control químico estaban disponibles en esa época. Hay que recordar que las propiedades fungicidas del caldo Bordelés no fueron documentadas sino hasta 1885, o sea 16 años después del primer reporte de la roya anaranjada en Ceilán.

La gran diversidad en cuanto a la resistencia del cafeto hacia la roya anaranjada observada especialmente en los cafetales silvestres de Etiopía demuestra que el origen de la enfermedad es efectivamente África. En realidad, el primer reporte sobre el hongo pudo haber sido hecho antes

¹ Este documento es una actualización del capítulo de libro siguiente: Avelino, J., Muller, R.A., Eskes, A., Santacreo, R., Holguin, F., 1999. La roya anaranjada del cafeto: mito y realidad, *In*: Bertrand, B., Rapidel, B. (Eds.), Desafíos de la caficultura en Centroamérica. IICA, San José, pp. 194-241. Se sugiere consultar este capítulo, especialmente para las figuras y fotos. Algunas partes del capítulo fueron retomadas sin modificación alguna.

² Se propone actualizar este documento a través del tiempo con los nuevos conocimientos disponibles.

³ CIRAD-CATIE-IICA/PROMECAFE; jacques.avelino@cirad.fr

⁴ IICA; galileo.rivas@iica.int

del famoso capítulo de Ceilán, en 1861 por un explorador británico, el cual notó la enfermedad sobre cafetos que se encontraban al estado silvestre en la región del lago Victoria, en África del Este [201]. En esta zona, las especies de café más susceptibles eran naturalmente raras, lo que explica que durante muchos años el hongo pudiera pasar prácticamente desapercibido [166].

Antes de la llegada de la roya anaranjada, Ceilán era el tercer productor mundial de café. La roya anaranjada causó estragos en la isla. Saccas y Charpentier (1971) mencionan que las exportaciones de café que habían alcanzado 41 855 t en 1879 bajaron a 9 000 t en 1884 y 2 300 t en 1893 bajo la presión de la enfermedad. El cultivo del café se volvió imposible y fue cambiado paulatinamente por el cultivo del té, teniendo esto consecuencias hasta en los hábitos del pueblo británico el cual consumía café y no té hasta esas fechas [162]. A partir de Ceilán, la roya anaranjada del cafeto se dispersó rápidamente a toda Asia causando estragos, especialmente en las zonas de bajío donde las temperaturas son más adecuadas para esta enfermedad. En las tierras bajas de Java y Sumatra, por ejemplo, la roya anaranjada redujo la producción de 30 a 50% en una sola temporada. El cultivo del café Arábica en Java terminó siendo abandonado en altitudes inferiores a los 1 000 metros. También en Filipinas, la llegada de la roya anaranjada tuvo consecuencias desastrosas. Filipinas era el cuarto exportador mundial de café en 1889 con más de 7 000 t cuando llegó la roya anaranjada. Para 1892, las exportaciones se redujeron a prácticamente nada. Paralelamente la enfermedad fue detectándose en todas las plantaciones de África oriental con efectos similares. La producción de la isla de La Reunión bajó así en un 75% en las décadas de los 1880 y 1890. Para inicios del siglo veinte, como resultado de estos ataques intensos en bajas altitudes, la caficultura de Asia y África se había concentrado en algunas áreas de altura donde las condiciones climáticas permitían convivir con la roya anaranjada. El abandono de las zonas más bajas para el cultivo del Arábica fue frecuentemente aprovechado para el establecimiento del *C. canephora*, una especie bien adaptada a las temperaturas altas y con mayor resistencia a la roya anaranjada [128].

La roya anaranjada tardó bastante en detectarse en África occidental. En 1960, algunos países de estas regiones todavía estaban aparentemente libres del hongo. En Angola, por ejemplo, la roya anaranjada se detectó en 1966 solamente. McCook [128] propone que este lento progreso de la enfermedad se debió al lento progreso de la caficultura en África central y occidental en relación con las fuertes crisis económicas de la primera mitad del siglo veinte (la gran depresión, la segunda guerra mundial). Al finalizar la segunda guerra mundial, y con la recuperación económica, el cultivo del café en África central y occidental se desarrolló fuertemente, lo cual propició un nuevo periodo de expansión de la roya anaranjada. Eskes [73], por su lado, sugiere que la roya anaranjada estaba ampliamente distribuida en África central y occidental pero que ésta pudo pasar desapercibida. Los *Coffea* locales, diploides, tienen en efecto un nivel de resistencia alto en general. Sin embargo, Eskes indica que la roya anaranjada posiblemente afectó el Arábica mucho tiempo después, debido a la poca adaptabilidad al *C. arabica* de las razas de roya anaranjada que atacan estos *Coffea* diploides. Estas razas no tienen el factor de virulencia v_5 necesario para lograr una reacción compatible con el *C. arabica*, como se verá más adelante.

La llegada tardía de la enfermedad a África del Oeste puede explicar que la roya anaranjada no se conociera en América sino hasta 1970, pues es compatible con la hipótesis de Bowden *et al.*

[33], los cuales sugirieron que las uredosporas del hongo fueron transportadas por los vientos alisios desde África del Oeste hasta Brasil. Waller [199], sin embargo, es de la opinión que la enfermedad fue introducida accidentalmente a través de material vegetal o de ropas contaminados. Extrañamente, Nicaragua fue el segundo país productor de importancia en verse afectado por la roya anaranjada en América latina. El primer brote fue detectado en noviembre de 1976 entre San Marcos y Masatepe, sobre la costa del Pacífico [178]. Paulatinamente, todos los países del área centroamericana fueron invadidos por la enfermedad: 1979, El Salvador; 1980, Honduras y Guatemala; 1981, Chiapas, México; 1983, Costa Rica. En menos de veinte años después de su llegada a Brasil, la roya anaranjada se hizo presente en todos los países latinoamericanos productores de café. Sólo Hawái y Australia quedan hoy libres de la enfermedad en el mundo.

2. La roya anaranjada está en América

La llegada de la roya anaranjada a América suscitó una gran preocupación. El temor era que la producción de café de América Latina sufriera el mismo destino que el de Ceilán y de otras áreas cafetaleras del viejo mundo. El temor era en parte justificado ya que todas las variedades de Arábica cultivadas en América Latina eran susceptibles a la roya anaranjada. La primera reacción, tanto cuando la roya anaranjada llegó a Brasil [135] como cuando ésta llegó a Nicaragua [178] o inclusive a México [91], fue de tratar de erradicar la enfermedad apoyándose, para eso, sobre las experiencias de Papúa Nueva Guinea donde se habían logrado tres erradicaciones, aunque solamente temporales, en 1892, 1903 y 1965 [180], hasta 1986 cuando la enfermedad se estableció definitivamente. Ninguno de estos intentos fue exitoso. Estos se abandonaron rápidamente, por diferentes circunstancias, pero la principal era que el progreso de la roya anaranjada era imparable, debido a su gran capacidad de dispersión a larga distancia.

Afortunadamente, los países del área centroamericana pronto reaccionaron ante la presencia de la roya anaranjada a través de la creación del proyecto PROMECAFE en 1978, en aquel entonces denominado Programa Regional para la Protección y Modernización de la Caficultura en Centroamérica y Panamá. La creación de este proyecto marcó el inicio de un cambio en las mentalidades. Se empezó a pensar que el aumento de la productividad y de la rentabilidad era necesario para darse los medios de combatir la enfermedad considerada como establecida definitivamente en el área, y que la problemática, común a toda una región, podía resolverse a través de la investigación, de la transferencia de tecnología y la capacitación. La roya anaranjada desde este punto de vista fue un estímulo para la investigación cafetalera en el ámbito centroamericano.

Durante más de tres décadas, la zona centroamericana logró convivir con la roya anaranjada, básicamente a través del uso de fungicidas, de variedades resistentes (especialmente en Honduras) y de la aplicación de técnicas que incrementaron la productividad, compensando así los costos y las pérdidas de producción relacionadas con la roya anaranjada [129]. Así fue hasta el año 2012, cuando se desató la epidemia de roya anaranjada más grave que la región haya conocido [55]. En realidad, ésta no fue la primera epidemia grave desde la introducción de la enfermedad a la región. En 1989-90, se dio por ejemplo una epidemia severa en Costa Rica [1, 129], otra en Nicaragua en 1995-96 [12, 129], otra en El Salvador en el 2002-03 [129]. Dos de

ellas coincidieron con bajos precios del café: la del 1989-90, en relación con el abandono de las cuotas de exportación y el regreso a un mercado libre; y la del 2002-03, en el peor momento de la crisis de sobreproducción de los años 2000. Los bajos precios incidieron sobre el manejo agronómico de las fincas, en las que se redujeron la fertilización y el control químico, poniendo la caficultura en un estado de fragilidad frente a los ataques de plagas y enfermedades [1, 129]. Algo similar sucedió en Colombia con las recientes epidemias de roya anaranjada del 2008 al 2011 [56]. Además, condiciones de clima favorables fueron frecuentemente mencionadas para explicar estas epidemias severas, especialmente una pluviometría abundante. Ese fue el caso de Costa Rica y Nicaragua [1, 12], y también de Colombia [56]. La epidemia de Nicaragua del 1995-96 tuvo una explicación adicional. La producción de café de Nicaragua se incrementó de 35% en 1995 (<http://faostat.fao.org/>, consulta del 15-Oct-2013), a raíz de la entrada a producción de gran parte de las 20 000 ha de café que se renovaron, pocos años antes, con variedades susceptibles, como resultado de un proyecto de reactivación de la producción cafetalera [12]. Cómo se verá más adelante, existe una relación positiva entre la carga fructífera y la incidencia de roya anaranjada. La condición productiva de Nicaragua en 1995, sin duda, contribuyó al desarrollo de la roya anaranjada en ese año.

Todos los países centroamericanos fueron fuertemente afectados por la epidemia de roya anaranjada del 2012, así como países del Caribe y México. Además, en la cosecha del 2013, el Perú y Ecuador también fueron impactados severamente por la enfermedad. Si se agregan las epidemias previas de Colombia del 2008 al 2011 [56], se puede decir que la roya anaranjada tuvo un impacto casi continental en pocos años, a la diferencia de las epidemias anteriores que fueron aparentemente epidemias a nivel nacional.

La epidemia del 2012 tuvo efectos sobre la producción del mismo año (Cuadro 1). Esto se explica por defoliaciones y muertes de ramas, precozmente, causando pérdidas de frutos antes de su cosecha. Estos efectos precoces indican que la epidemia también fue precoz, lo cual es poco frecuente. Las epidemias se desarrollan normalmente durante la cosecha, alcanzan su máximo en el pico de cosecha o hacia el final de ésta, y ocasionan, por lo mismo, pérdidas principalmente al año siguiente [9, 10]. Factores climáticos podrían explicar este comportamiento inusual, especialmente temperaturas más elevadas. Los adelantamientos de la cosecha del café y de la floración de las eritrinas a libre crecimiento⁵, que se observaron en Costa Rica, son argumentos en favor de esta hipótesis. La epidemia también estuvo asociada con una disminución de los precios del café. El indicador compuesto de precios de la OIC (<http://www.ico.org/prices/>; consulta del 15-Oct-2013) disminuyó de 30% en 2012, llegando a precios que no permiten cubrir los costos de producción en muchos de los países del área centroamericana.

Las pérdidas estimadas a nivel centroamericano para la cosecha 2012-2013 fueron de aproximadamente 20% según lo reportado por PROMECAFE en una serie de foros nacionales llevados a cabo en el marco del proyecto “Control de la Roya del Café en Mesoamérica” financiado por Noruega. Los países más afectados fueron Honduras, Guatemala y El Salvador (Cuadro 1). Tres países declararon un estado de emergencia: Honduras, Guatemala y Costa Rica.

⁵ Roupsard O, comunicación personal, febrero 2013

Como resultado de esta epidemia, poco más de 20% del área de café centroamericana, fuertemente defoliada y con abundante muerte de rama, tuvo que entrar a poda severa, como la recepa, o a renovación, implicando pérdidas adicionales para la cosecha 2013-2014 y 2014-2015 (Cuadro 2).

Cuadro 1 Pérdidas causadas por la epidemia de roya anaranjada del 2012 en la producción del 2012-2013 ^a

	Producción en la cosecha 2011-2012 (en millones de sacos de 46 kg de café oro)	Pérdida en 2012-2013 causada por la epidemia de roya anaranjada (en miles de sacos de 46 kg) (%)		Estado de emergencia declarado
Honduras	7.10	2 192 *	31 *	Sí
Guatemala	4.85	730 *	15 *	Sí
Costa Rica	2.01	97 **	5 **	Sí
Nicaragua	2.00	58 **	3 **	No
El Salvador	1.50	442 **	23 **	No

^a Datos proporcionados por los institutos del café o ministerios de agricultura de los países indicados (IHCAFE, ANACAFE, ICAFE, MAGFOR, PROCAFE) en el marco del proyecto CATIE-CIRAD-PROMECAFE “Control de la Roya del Café en Mesoamérica” financiado por Noruega

* Reducción de producción con respecto a la cosecha del año 2011-2012, mayormente atribuida a la roya anaranjada

** Reducción de producción con respecto a los estimados de cosecha del año 2012-2013, atribuida a la roya anaranjada

Cuadro 2 Áreas que requieren renovación o poda severa como resultado de la epidemia de roya anaranjada del 2012

	Área sembrada (en miles de ha)	Área que requiere poda severa (en miles de ha)	Área que requiere renovación (en miles de ha)	Área no productiva en 2013-2014 (%)
Honduras	282.5	70.0	22.0	32.6
Guatemala	276.5	31.3	6.7	13.7
Costa Rica	93.8	14.6	5.1	21.0
Nicaragua	126.2	26.9	ND	21.3
El Salvador	152.2	13.0	1.7	9.7
Total	931.2	155.8	35.5	20.5

^a Datos proporcionados por los institutos del café o ministerios de agricultura de los países indicados (IHCAFE, ANACAFE, ICAFE, MAGFOR, PROCAFE) en el marco del proyecto CATIE-CIRAD-PROMECAFE “Control de la Roya del Café en Mesoamérica” financiado por Noruega

ND No hay datos

Después de más de tres décadas de convivencia relativamente exitosa con la roya anaranjada, en las que ésta terminó considerándose como de fácil manejo, esta enfermedad ha vuelto a ser un tema movilizador en la región. Múltiples organizaciones internacionales lideradas por PROMECAFE construyeron un plan de acción con medidas inmediatas denominado “Programa integrado de combate a la roya del café y recuperación de la capacidad productiva en

Centroamérica” con actividades de investigación y desarrollo sobre el manejo integrado de la enfermedad, el mejoramiento genético, el desarrollo de capacidades institucionales y locales, la rehabilitación o renovación de cafetales, y la atención a poblaciones vulnerables. Este plan recibió la aprobación de los ministros del Consejo Agropecuario Centroamericano (CAC) en la reunión del 20 de marzo del 2013 en Panamá.

3. El agente responsable: taxonomía, descripción, hospederos y síntomas

Como ya se mencionó, la roya anaranjada del café es causada por un hongo, *H. vastatrix*. El género *Hemileia* tiene unas 50 especies [2], de las cuales sólo dos son capaces de afectar el café, *H. vastatrix* y *H. coffeicola*. Esta última es responsable de la enfermedad denominada la roya harinosa del café y está presente únicamente en África. La roya causada por *H. vastatrix* se denomina la roya anaranjada para diferenciarla de la roya harinosa. La principal forma de multiplicación de *H. vastatrix* es la uredospora. Esta es reniforme, equinulada sobre su mitad superior y lisa ventralmente, característica que le dio su nombre al género, el cual significa “mitad-liso”. *Hemileia vastatrix* también produce teliosporas y basidiosporas [54, 76, 162]. Estas se producen frecuentemente juntas con las uredosporas [54, 76].

Hemileia pertenece a la familia de las Chaconiaceae [83] y no a la familia de las Pucciniaceae, en las que anteriormente se clasificaba. Esta clasificación basada en características morfológicas ha sido confirmada por estudios moleculares. Aime [2] demuestra así que el hongo *Hemileia vastatrix* está alejado del género *Puccinia* y es muy cercano de *Maravalia cryptostegiae* de la familia de las Chaconiaceae. Este autor propone, sin embargo mover *H. vastatrix* y *M. cryptostegiae* a la familia de las Mikronegeriaceae por su cercanía con *Mikronegeria alba*. *Hemileia vastatrix* tiene una posición basal en el árbol de las royas. Es, por lo tanto, una roya primitiva.

El hongo se clasifica como sigue:

Phylum: *Basidiomycota*

Clase: *Urediniomycetes*

Orden: *Uredinales*

Familia: *Chaconiaceae*

Género: *Hemileia*

Especie: *vastatrix*

La roya anaranjada es un parásito obligado que afecta las hojas (vivas) de las especies del género *Coffea*. De las especies cultivadas, *C. arabica* es el más atacado. Los primeros síntomas de la enfermedad aparecen en la cara inferior de las hojas, por donde penetra el hongo. Estos consisten en pequeñas lesiones amarillentas que con el tiempo se vuelven coalescentes y producen las uredosporas con su color anaranjado característico. En la cara superior de las hojas se divisan

manchas cloróticas. Finalmente, las lesiones se vuelven necróticas.

No se ha reportado ningún hospedero alternativo de la roya anaranjada. El hecho que las basidiosporas sí germinen sobre el café pero no logren infectarlo [76, 166] llevó a pensar que el hongo necesitaba de otro hospedero para completar su ciclo, posiblemente una orquídea [162], por lo cual se consideraba que la roya anaranjada era heteroica, pero sin hospedero alternativo conocido. El origen primitivo de la roya anaranjada sugiere al contrario que ésta es autoica, sin necesidad de otro hospedero. En efecto, como lo explican Figueiredo y Passador [78], en su lugar de origen, posiblemente los bosques tropicales, las royas eran autoicas e, inicialmente, con sólo la forma de reproducción de la teliospora. Con la migración de sus hospederos a otros ecosistemas, algunas especies de roya desarrollaron nuevos tipos de esporas y afectaron otros hospederos, en la lucha por la supervivencia. Posteriormente se dieron procesos de reducción del ciclo. Fernandes *et al.* [76] indican que las teliosporas y basidiosporas de la roya anaranjada son genéticamente y morfológicamente inestables sugiriendo que éstas no tienen función y no son más que un vestigio de una forma ancestral. Es probable que *H. vastatrix* haya evolucionado recientemente cuando el Arábica emergió de su ecosistema original, el bosque, hacia un ecosistema más seco y con estaciones más marcadas. La teliospora de paredes celulares delgadas no es adaptada a estas condiciones. *Hemileia vastatrix* desarrolló y conservó únicamente una entidad de reproducción, la uredospora, de paredes gruesas, la cual es adaptada para la supervivencia, la dispersión, la infección y también la reproducción sexual [40, 76]. Rajendren [157] fue el primero en observar que la uredospora podía albergar un proceso de meiosis, lo cual fue comprobado de nuevo recientemente. Esta reproducción sexual escondida fue denominada criptosexualidad [40].

4. Interacciones café-roya anaranjada y patogenicidad

4.1. Relación de gen a gen, resistencia completa-virulencia

El principio básico para el estudio de la coevolución en patosistemas está contemplado en la teoría de gen a gen propuesta por Flor [79], basado en estudios del patosistema lino (*Linum usitatissimum* L.) - roya (*Melampsora lini* (Perr.). Flor [79] explica que, en este sistema, se da la interacción de genes que condicionan la resistencia en el hospedero con sus correspondientes genes que regulan la patogenicidad en el patógeno. Las interacciones planta-patógeno, particularmente aquellas que involucran parásitos biotróficos, se rigen por las interacciones específicas entre genes de avirulencia y genes de resistencia. Cada gen de resistencia en el hospedero permite el reconocimiento de un gen de avirulencia correspondiente en el patógeno, un gen que lo priva de virulencia. El resultado es una reacción incompatible, sin ningún tipo de síntoma, en la que el hospedero resiste al patógeno [59]. Se habla de resistencia completa. Cuando el patógeno muta sobre el gen de avirulencia, el reconocimiento ya no es posible. El resultado es una reacción compatible, en la que el hospedero se vuelve susceptible y el patógeno virulento. El gen de avirulencia se ha transformado en un gen de virulencia.

Los estudios de la resistencia del café a la roya anaranjada iniciados por Mayne [124] en 1932, y continuados por el CIFC (Centro de Investigaçao das Ferrugens do Cafeeiro) desde su creación en Portugal en 1955, han demostrado que la teoría de la relación de gen a gen es aplicable a las

interacciones del café con la roya anaranjada [23]. Se conocen nueve genes implicados en la resistencia específica del cafeto a la roya anaranjada. Los genes de resistencia (S_H1 hasta S_H9) en el hospedero corresponden “gen a gen” a factores de virulencia (v_1 hasta v_9) en el parásito. Se sospecha, sin embargo, la existencia de más genes [119]. Diversamente asociados entre ellos, los genes S_H determinan diferentes “grupos de resistencia” en el hospedero, al igual que diversamente asociados entre ellos, los factores de virulencia determinan las diferentes “razas fisiológicas” en el parásito. En 1975 se conocían 32 razas de roya anaranjada [165]. En 2012, se mencionaba la existencia de 49 razas [85].

Los genes S_H son dominantes. Su selección es fácil, porque se expresan aun cuando los genotipos son heterocigotos. Una excepción, sin embargo, según Eskes [68], es para el gen S_H4 que confiere la resistencia completa sólo en estado homocigótico en condiciones de fuerte luminosidad. De los nueve genes conocidos, cuatro han sido identificados en el *C. arabica*, S_H1 , S_H2 , S_H4 , S_H5 . La mayoría de los *Arábicas* cultivados poseen el gen S_H5 , y aquellos que no tienen más que este gen constituyen el grupo de resistencia E. La resistencia ligada a S_H5 , es vencida por el factor de virulencia v_5 que está presente en la raza II, y en razas donde este factor se encuentra asociado en diferentes formas a otros factores de virulencia. El gen S_H5 , por este hecho, tiene poco valor para el mejoramiento genético. La variedad “Kent”, de India, aporta un gen suplementario S_H2 , asociado a S_H5 . Este gen fue encontrado también en otras accesiones que conforman en conjunto el grupo de resistencia D. En Etiopía, se han encontrado los otros dos genes S_H1 y S_H4 solos o en combinaciones con S_H5 . Son los grupos de resistencia α (S_H1), C (S_H1, S_H5), γ (S_H4), J (S_H4, S_H5), I (S_H1, S_H4), W (S_H1, S_H4, S_H5), L (S_H1, S_H2, S_H5). El gen de resistencia S_H3 proviene del *C. liberica*. Asociado a S_H5 , éste conforma el grupo de resistencia G, y asociado a S_H5 y S_H2 , el grupo H. Los últimos cuatro genes, S_H6 , S_H7 , S_H8 , S_H9 tienen su origen en el *C. canephora*. Varios grupos de resistencia que poseen estos cuatro genes han sido identificados. El grupo de resistencia A es representado por el híbrido de Timor 832/1 (híbrido natural entre un *C. arabica* y un *C. canephora* originario de la isla de Timor). Este tiene al menos los cuatro genes de resistencia identificados en el *C. canephora* y posiblemente otros más no identificados. Esto lo ha convertido en una fuente de resistencia privilegiada en los programas de mejoramiento. Diferentes combinaciones de estos cuatro genes conforman los grupos denominados R, 1, 2, y 3.

4.2. Resistencia incompleta-agresividad

Los estudios hechos por Eskes [72] confirman que existe otro género de resistencia, incompleta y cuantitativa, posiblemente de tipo no específico. Apoyándose sobre otras relaciones hospedero-parásito, se puede pensar que este sistema cuantitativo debería ser más duradero que la resistencia completa, especialmente porque éste está frecuentemente determinado por un número elevado de genes. Al contrario de la resistencia completa, la resistencia no específica permite que una reacción compatible ocurra, por lo cual se habla de resistencia incompleta. El hongo sin embargo se desarrolla con ciertas limitaciones en cuanto a su poder de esporulación y/o la duración del periodo de latencia (el tiempo entre la germinación de la uredospora y la esporulación). Como ya se vio, *C. canephora* es una fuente de resistencia completa, pero también es una fuente de resistencia incompleta. Esta se evidenció en el cultivar Conilón, perteneciente al grupo de resistencia F, susceptible a todas las razas de roya anaranjada [38]. La resistencia del *C.*

canephora aparentemente se transmitió también a algunos híbridos interespecíficos como el Icatú (Bourbón x Robusta) y también al Catimor. Al estudiar Catimores segregantes del grupo E, se observó, en efecto, que la roya anaranjada (razas II y III) tenía periodos de incubación y de latencia más largos, un número de lesiones esporuladas menor y una intensidad de la enfermedad más baja que en otros materiales susceptibles del mismo grupo [47, 80]. Algo similar fue encontrado en Honduras con descendencias del Catimor T-8666 (3-3) [173]. Es muy probable por lo tanto que algunos Catimores posean a la vez genes de resistencia completa y genes de resistencia incompleta, lo que los convierte en materiales de gran interés. La durabilidad de la resistencia incompleta ha sido puesta en duda por Eskes *et al.* [74]. Estos autores identificaron un aislamiento de *H. vastatrix* que lograba quebrar la resistencia incompleta presente en algunas líneas de Catimor, Icatú y Conilón, demostrándose así la existencia de un tipo de resistencia incompleta y específica. Este descubrimiento tiende a demostrar que la solución genética duradera al problema de la roya anaranjada solamente se puede lograr a través de la acumulación de un gran número de genes de resistencia, tanto completa como incompleta.

La resistencia incompleta también existe en el *C. arabica*. Esta se ha detectado en varias líneas etíopes [72, 86, 112, 188]. Holguín [96], en la descendencia de un cruzamiento entre Caturra amarillo y cultivares etíopes, también evidenció una fuerte resistencia incompleta, la cual aumentó considerablemente el periodo de latencia del hongo y disminuyó su esporulación. Esta resistencia incompleta, que se transmitió aparentemente con facilidad, posiblemente sea atribuible sólo al gen de resistencia completa S_H4 de origen etíope, el cual, como ya se dijo, bajo ciertas condiciones de luz, y al estado heterocigoto no expresa su característica de resistencia completa, pero sí limita el desarrollo del hongo [68]. Los materiales etíopes son de cualquier forma de gran interés para el mejoramiento genético, pues poseen además fuentes de resistencia al Coffee Berry Disease (CBD) y a los nematodos.

Todas las razas de roya anaranjada no reaccionan igual en materiales susceptibles. Gil Fagioli *et al.* [86], inocularon hojas de Caturra con las razas II (v_5), I ($v_2 v_5$), III (v_1, v_5), XV (v_4, v_5), y X (v_1, v_4, v_5). Encontraron una disminución de la capacidad de esporulación y/o un incremento de la duración del periodo de latencia conforme las razas tenían más factores de virulencia, concluyendo que las razas más virulentas eran menos agresivas. Esto sin embargo no se corroboró cuando se utilizaron razas con factores de virulencia capaces de sobrepasar las resistencias del *C. canephora* [96]. De acuerdo a Varzea⁶, las razas complejas pueden ser menos agresivas en un principio. En efecto, la adquisición de un factor de virulencia significa que un gen de avirulencia mutó. Este gen pudo haber tenido funciones importantes para el patógeno, repercutiendo eso en una agresividad disminuida. Pero con el paso del tiempo, y después de varias generaciones, la cepa mutada puede adaptarse y ganar agresividad de nuevo. Diferencias de agresividades son posibles, no solamente, entre razas sino también entre diferentes cepas de una misma raza. Silva *et al.* [184] encontraron así dos cepas de la raza III (v_1, v_5) con agresividades diferentes.

⁶ Varzea V., comunicación personal, octubre 2013

4.3. Genética de las poblaciones y evolución de la roya anaranjada

La durabilidad de los programas de control de enfermedades está condicionada por el potencial evolutivo de las poblaciones del patógeno que se pretende controlar. Así, por ejemplo, los patógenos que presenten un mayor potencial evolutivo tendrán una mayor probabilidad de escapar a programas de control basados en el empleo de productos fitosanitarios o en el uso de cultivares resistentes que aquellas especies que presenten un potencial evolutivo menor. El potencial evolutivo de una especie es determinado por cinco factores: tasa de mutación (a mayor tasa, mayor evolución), tamaño de la población (a mayor tamaño, mayor número de eventos de mutación), flujo de genotipos (a mayor capacidad de dispersión, mayor posibilidad que los nuevos genotipos encuentren las condiciones que los favorecen), sistema de reproducción (la presencia de reproducción sexual y asexual favorece la diversificación por recombinación y la multiplicación de estos recombinantes en grandes números), y presión de selección (deben haber condiciones que seleccionen los nuevos genotipos) [130]. *Hemileia vastatrix* tiene las características de una especie con gran potencial evolutivo. Es admitido que este hongo tiene alta capacidad de mutación. Se sabe que es capaz de dispersarse a largas distancias. Tiene capacidad de reproducción sexual y multiplicación asexual. Cada lesión puede producir cientos de miles de esporas. Los programas de mejoramiento y colecciones de materiales vegetales, además de los materiales resistentes cultivados comercialmente, ofrecen a la roya anaranjada una diversidad de genotipos que ejercen, en ausencia de control, una presión de selección. Lo anterior puede explicar que la resistencia de las variedades creadas en Brasil no dure más de cuatro años en promedio, lo cual, para un cultivo perenne, es extremadamente corto⁷. Algo similar ha pasado con los progenitores potenciales de la variedad Colombia (una multilínea compuesta de varios genotipos con diferentes cargas de genes mayores de resistencia). En 10 años, el porcentaje de progenitores susceptibles pasó de 13.7% a 71.4% [5].

La estructura genética de las poblaciones del patógeno es el reflejo de este mayor o menor potencial evolutivo. Por estructura genética de una especie, se entiende la cantidad y distribución de la variación genética dentro y entre poblaciones de dicha especie. Gouveia *et al.* [89] analizaron 45 aislamientos de *H. vastatrix* provenientes de África, Asia, Pacífico Sur y América, con marcadores tipo RAPD (amplificación aleatoria de ADN polimórfico). La diversidad genotípica, derivada del índice de Shannon fue mayor que la diversidad de genes, lo que sugiere que la diversidad se distribuye entre los linajes clonales. Esto tiende a mostrar que la reproducción asexual desempeña un papel importante en la biología de este hongo, a pesar de la existencia de reproducción sexual. Los autores también encontraron considerable diferenciación genética entre los aislamientos de África y Asia, pero no entre los aislados de América del Sur. Las diferencias observadas podrían estar relacionadas con la edad de la población. El moderado grado de diferenciación de las poblaciones de América del Sur es consistente con una introducción relativamente reciente del patógeno. También se observó una amplia ocurrencia, independiente de la localización geográfica, de aislados homogéneos de *H. vastatrix*, probablemente como resultado del intercambio de cepas entre países, a través de la introducción de germoplasma o de la dispersión a larga distancia de las esporas [33]. Debido a esta capacidad

⁷ Zambolim, L., en Feria Internacional de Café, 9 a 12 de septiembre del 2013, Minas Gerais, Brasil

de dispersión a larga distancia, clones de roya anaranjada podrían propagarse en todo el mundo, y diferenciarse poco a poco a través de mutaciones.

Desde la introducción de la roya anaranjada a América latina, numerosas razas nuevas han sido detectadas, como resultado del potencial evolutivo de la roya anaranjada. En 1975, cinco años después de la introducción de la roya anaranjada a Brasil, de 86 muestras analizadas, se encontraron 84 de la raza II (v_5) y sólo dos de la raza XV (v_4 , v_5) [165]. En 2007, se reportaban, en ese país, razas complejas comportando los factores de virulencia v_1 , v_2 , v_4 , v_5 , v_8 en diferentes combinaciones [179]. En 2009, se identificaba la raza XXVII (v_2 , v_5 , v_6 , v_7 , v_9) [37]. En Colombia, en 2005, razas con los factores de virulencia v_1 , v_2 , v_4 , v_5 , v_6 , v_7 , v_8 , v_9 en diferentes combinaciones han sido reportadas [5]. En Centroamérica, hasta 1997, todas las muestras de roya anaranjada que fueron evaluadas en el CIFIC (muestras de 1977, 1984, 1992, 1993 y 1994 originarias de Nicaragua, Honduras, Guatemala y Costa Rica), fueron identificadas como muestras de la raza II únicamente⁸. En 1997, el CIFIC identificó la raza I⁹ (v_2 v_5) en unas muestras de la región del lago de Yojoa, en Honduras, región muy favorable al desarrollo de la enfermedad. Es de señalar que la raza I también había sido reportada en El Salvador anteriormente [81]. La poca evolución de la roya anaranjada, hasta esas fechas, en América Central, comparado con lo que pasaba en Brasil y Colombia al mismo tiempo, seguramente se explica por la ausencia de presión de selección. En efecto, la gran mayoría de los materiales sembrados en ese momento en América Central pertenecían al grupo E. Últimamente, sin embargo, dos razas complejas han sido detectadas en Costa Rica, en materiales del grupo E, por el ICAFE (Instituto del Café de Costa Rica) y el CIFIC, en muestras recolectadas al finalizar la epidemia severa del año 2012-2013: la raza XXIV (v_2 , v_4 , v_5) y la raza XXXVI (v_2 , v_4 , v_5 , v_8). La aparición de estas razas deja ciertas interrogantes. ¿Por qué aparecieron estas razas sin presión de selección aparente? ¿Son estas razas responsables de la epidemia 2012-2013? Una hipótesis es que la aparición de estas razas sea, en realidad, la consecuencia de la epidemia. En efecto, las epidemias fuertes propician la diversificación de los patógenos. Una epidemia fuerte significa una gran población de patógenos, numerosos eventos de multiplicación, y por lo tanto, mayor número de eventos de mutación y mayor probabilidad que aparezcan razas nuevas. Es difícil determinar la consecuencia que tendrá la aparición de estas nuevas razas, si se mantendrán o no en el paisaje cafetalero centroamericano. Sin embargo, sin presión de selección, es teóricamente poco probable que se mantengan.

Es de indicar que ninguna raza de las que han aparecido en América latina comporta el factor de virulencia v_3 que permite sobrepasar el gen de resistencia S_H3 procedente del *C. liberica*. El gen S_H3 es, por esta razón, un gen promisorio para el mejoramiento genético. Finalmente, es interesante mencionar que se ha señalado la adaptación de cepas de roya anaranjada a diferentes ambientes [168, 169]. Algunas cepas se comportan mejor a temperaturas de 15°C, lo que podría explicar algunas epidemias fuertes en altitudes altas, especialmente en Guatemala.

⁸ Rodrigues Jr. C.J., carta del 20/11/1997

⁹ Rodrigues Jr. C.J., carta del 18/05/1998

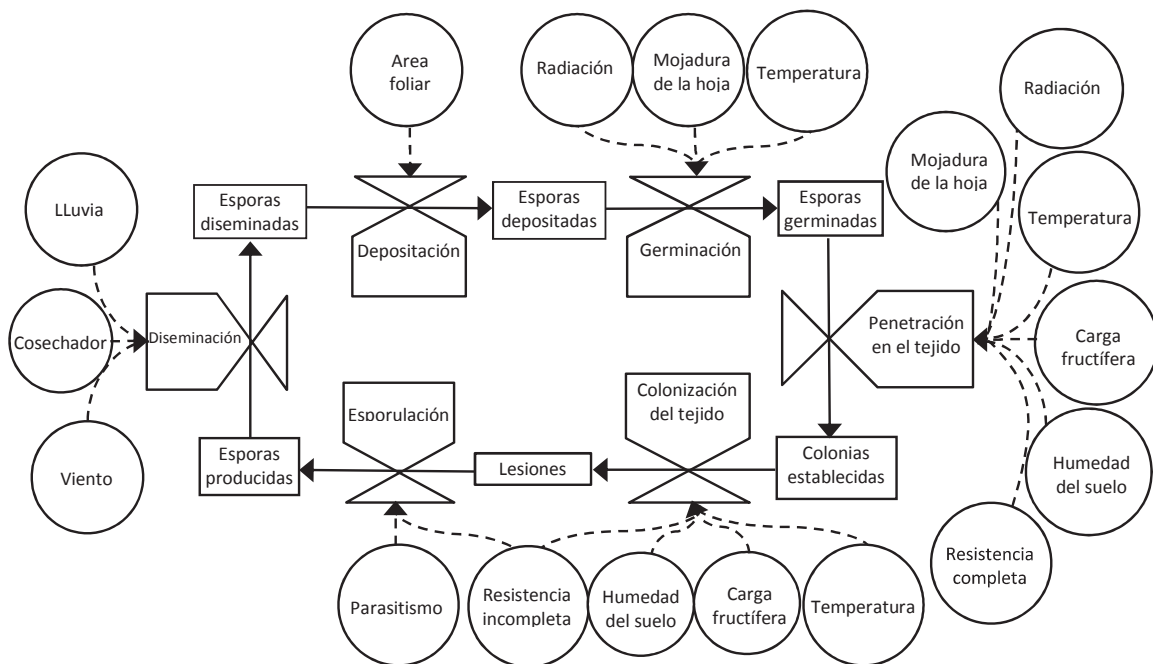


Figura 1 Diagrama de flujos representando el ciclo de vida de *Hemileia vastatrix* (líneas continuas) y factores que lo afectan (líneas discontinuas); modificado de Avelino *et al.*, 2004)

5. El ciclo patológico de la roya anaranjada y factores que lo afectan (Figura 1)

La presencia de reproducción sexual dentro de la uredospora, recientemente confirmada, no altera fundamentalmente el ciclo patológico de la roya anaranjada usualmente aceptado, ya que la infección depende siempre de una sola entidad infecciosa, la uredospora. El ciclo y los factores que lo afectan están representados en la Figura 1. Este puede iniciar, arbitrariamente, a partir de la diseminación. La diseminación se divide en una fase de liberación, en la que la uredospora se despegas del esporóforo, una fase de dispersión, en la cual la espora abandona la lesión, y otra de su depositación sobre la hoja. La germinación constituye la siguiente etapa. Esta marca el inicio del proceso infeccioso en un sentido amplio. La infección en sí todavía no está realmente establecida ya que el hongo se desarrolla a partir de sus propias reservas únicamente. La penetración del hongo por los estomas de la hoja constituye el inicio de la tercera etapa en la cual, por primera vez, se establecen relaciones tróficas entre el hongo y el hospedero, dando así comienzo a la infección en un sentido estricto. La colonización de la hoja por las hifas lleva a la formación de los primeros síntomas visuales. El periodo comprendido entre el inicio de la germinación y la expresión de los primeros síntomas (lesiones amarillentas) constituye el periodo de incubación, el cual tiene poca importancia del punto de vista epidemiológico, ya que en esta etapa todavía no se ha producido ninguna entidad infecciosa nueva. La emergencia posterior del esporóforo y la producción de nuevas uredosporas infecciosas constituyen la etapa de la

esporulación. El tiempo transcurrido entre el inicio de la germinación y la esporulación, el periodo de latencia, representa por lo mismo la variable de mayor importancia: cuanto más corto sea éste, más rápido podrá repetirse el ciclo y más grave será la epidemia.

5.1. Estado libre del hongo: diseminación y germinación

Según Nutman *et al.* [144], la liberación de las uredosporas solamente es posible en presencia de agua libre. Esta puede lograrse a través de las salpicaduras provocadas por la lluvia [146]. Bock [27] y Nutman *et al.* [146] estimaron que una lluvia de 0.3 pulgada (0.8 mm) era suficiente para que la liberación se llevara a cabo. Kushalappa *et al.* [105] consideraron una cantidad de 1 mm. Guzmán y Gómez [92], sin embargo, encontraron que una lluvia de 5 mm era necesaria para que el agua acumulada sobre la cara superior de la hoja rebalsara, pasara a la cara inferior y, por lo tanto, tuviera la posibilidad de despegar directamente las uredosporas adheridas al esporóforo. Rayner en cambio [159, 160] era de la opinión que el viento o las vibraciones causadas por los impactos de las gotas sobre las hojas podían liberar las esporas en seco. Una vez despegadas, éstas pueden viajar de diferentes formas: a pequeñas distancias a través de las salpicaduras provocadas por la lluvia [21, 27, 144, 146, 159, 160], a pequeñas y medianas distancias por los insectos [21] y las personas [21, 109, 199], a medianas y grandes distancias por el viento [21, 33].

Los trabajos de Becker [20, 21] aclararon la importancia relativa de estos medios de dispersión, indicando que las esporas se dispersan principalmente por el viento, en seco, y en un menor grado por el agua. Las personas son también un modo de dispersión eficiente, especialmente si se considera que la mayor cantidad de esporas se encuentra durante la cosecha, cuando hay mayor movimiento humano dentro de las plantaciones. La dispersión por los insectos no es relevante. La dispersión por el viento ocurre a inicios de la tarde cuando la humedad relativa es más baja y el viento más fuerte [20].

Durante la época de lluvias, es cuando se presentan los picos de crecimiento vegetativo del café [46, 182]. La probabilidad para que una espóra alcance una hoja es elevada. La cara superior de las hojas es normalmente alcanzada. Las lluvias intervienen de nuevo transportando las esporas hacia la cara inferior de las hojas [27, 146, 159, 160], aunque si las lluvias son muy violentas, éstas pueden eliminar las esporas por lavado [108].

Durante el transporte por el viento, la viabilidad de las uredosporas puede verse afectada por el secamiento y las bajas temperaturas [108] y después de la depositación por una mojadura insuficiente para completar la germinación [27, 146] o una exposición prolongada a los rayos de sol [108]. La eficiencia contaminadora óptima es alcanzada cuando se tienen de 15 a 30 esporas por cm² [27]. Cuando las esporas están demasiado dispersas, no se logra la infección [27, 146]. La microflora también podría eliminarlas más fácilmente [109]. Cuando las esporas forman agregados, ocurren problemas de autoinhibición que afectan su viabilidad [139, 146].

La germinación es la etapa del ciclo patológico mejor estudiada. Las condiciones óptimas son bien conocidas: temperatura de 22°C [146], obscuridad [146, 160], agua libre durante todo el proceso hasta la penetración [105, 146, 160]. Aunque la germinación puede lograrse en menos de

5 horas [146, 160], con menos de 6 horas de agua libre, la penetración no ocurre [105]. Una duración de agua libre de entre 24 y 48 horas, es la condición óptima para que dicha penetración se logre [105]. La germinación ocurre con mayor frecuencia de noche [160], aunque también podría realizarse de día en cafetales cultivados bajo sombra y/o con un autosombreamiento importante [146].

La formación de un apresorio sobre el estoma parece necesaria para que se realice la penetración. Temperaturas frescas entre 13°C y 16°C son favorables a esta formación. La alternancia de altas temperaturas (22-28°C, lo que favorece la germinación de las esporas) y bajas temperaturas (13-16°C, favoreciendo la formación del apresorio) permite que la infección tenga lugar en menos de 6 horas [64].

5.2. Relaciones tróficas entre el hongo y la planta: infección

La penetración del hongo se efectúa por los estomas bien formados. Lo anterior permite explicar que las hojas muy jóvenes cuya maduración de los estomas es incompleta son menos receptivas que las hojas adultas [108]. Las hojas viejas, de más de seis meses, también muestran una receptividad menor. La densidad de lesiones obtenidas después de inoculaciones en condiciones controladas es, en efecto, más baja en esas hojas viejas [71]. También, la cantidad de apresorios formados es menor [53]. Las hojas más receptivas son las hojas jóvenes flexibles y suaves al tacto [86], hojas denominadas “terciopelo”¹⁰. Algunos factores como una fuerte intensidad luminosa antes de la depositación (acompañada de una fuerte temperatura) [68, 70], una gran carga de frutos [69], o una humedad del suelo elevada [97] aumentan la densidad de lesiones.

Después de la penetración se establecen las relaciones tróficas entre el hongo y la hoja. La humedad del suelo y la carga fructífera, ya mencionados, así como las resistencias genéticas y la temperatura de la hoja son los principales factores que actúan sobre la colonización de la hoja por el hongo. Una alta humedad del suelo [97], y por lo tanto la ausencia de estrés hídrico, o una carga fructífera alta [69] reducen la duración del período de latencia. Chalfoun *et al.* [44] explicaron el efecto de la carga fructífera, por una migración de compuestos fenólicos, sustancias que intervienen en los mecanismos de defensa de las plantas, de las hojas hacia los frutos, desprotegiendo las primeras en favor de los segundos. La temperatura también afecta el periodo de latencia. A 25°C éste se acorta a 17.6 días con respecto a los 21.6 días que se requieren a 21°C [112]. Temperaturas arriba de 40°C son letales para la roya anaranjada [163]. Las resistencias del cafeto a la roya anaranjada también se expresan después de la penetración [183].

El hongo penetra la hoja mediante una hifa de penetración. Esta hifa invade primero la cámara subestomática, y produce dos ramas laterales gruesas dándole a la hifa un aspecto de ancla. Las primeras células en ser invadidas son las células subsidiarias del estoma. Cada rama lateral del ancla produce un haustorio que extrae de estas células los elementos necesarios al crecimiento posterior del hongo [183]. Muchas de las reacciones de resistencia completa se dan en esta etapa de producción del primer haustorio [183]. En materiales susceptibles, el hongo continúa su

¹⁰ Varzea V., en Foro Regional sobre la Roya del Café en Mesoamérica, 8-10 de octubre 2013, Turrialba, Costa Rica

progresión en el parénquima esponjoso, en el parénquima en empalizada, e inclusive en la epidermis de la hoja. McCain y Hennen [127] han descrito con precisión las diferentes etapas que siguen la penetración. Se forman hifas intercelulares, pioneras primero, y posteriormente alimenticias y colonizadoras, con muchos haustorios intracelulares. Lo anterior conduce a la aparición de los primeros síntomas (un leve amarillamiento entre diez y veinte días después de la germinación en condiciones óptimas). Unas cuantas hifas invaden posteriormente una cámara subestomática y producen un agregado de células esporógenas o protosoro. Algunas de ellas emergen por la apertura del estoma y producen un esporóforo. El diámetro del ostiolo condiciona el número de células emergidas. Cada agregado producido a nivel de un estoma constituye un soro o pústula. McCain y Hennen estimaron que una lesión es constituida por 15 000 a 50 000 soros, los que podrían producir teóricamente de 300 000 a 2 000 000 de esporas. Rayner [162], por su lado evidenció que una lesión puede producir más de 400 000 esporas en 3 meses. Las uredosporas más viejas se encuentran en el centro de la lesión, cerca del punto de penetración, pero las esporas más jóvenes se encuentran sobre toda el área de la lesión puesto que los esporóforos producen uredosporas en forma continua, hasta agotamiento del sustrato y necrosis. Los factores que influyen sobre la esporulación son mal conocidos. Se sabe que las lesiones de roya esporulantes pueden ser colonizadas por un hongo, *Lecanicillium lecanii* [98, 196], pero no se conoce lo que determina la esporulación. Se supone que variaciones de humedad relativa y temperatura podrían afectar este proceso [109]. Muller [136], por ejemplo, observó que el riego en época seca adelantaba las epidemias de roya anaranjada, al estimular precozmente la esporulación de las lesiones en fase latente.

La longevidad de una lesión puede alcanzar de 4 a 5 meses (periodo contagioso). Esta depende por supuesto de la duración de vida de las hojas. Se considera que una hoja puede vivir desde unas cuantas semanas hasta más de un año dependiendo de la época del año en la que nació [9, 197]. La muerte de una hoja es acelerada por la presencia de la roya anaranjada, pero el lapso de tiempo separando la infección y la caída de la hoja es muy variable.

6. Epidemiología de la roya anaranjada y factores que la afectan

La epidemia de roya anaranjada tiene dos fases. La primera fase consiste en la formación del inóculo primario o inóculo inicial. Este es el inóculo responsable del desarrollo inicial de la epidemia. La segunda fase consiste en la repetición del ciclo patológico de la roya anaranjada, o policiclo, y la formación del inóculo secundario.

La intensidad de la epidemia de roya anaranjada depende más del número de ciclos que se pueden dar en el año que de la cantidad de inóculo primario. En efecto, la gran capacidad de producción de esporas de una sola lesión, como señalado anteriormente, explica que, aun teniendo muy poco inóculo primario, éste sea capaz de originar una epidemia severa, si, posteriormente, se dan las condiciones adecuadas para la repetición del ciclo [106]. Esto es común en las epidemias policíclicas. En cambio, en el caso de las epidemias monocíclicas, en las que el patógeno sólo logra cumplir una generación en el ciclo de producción del hospedero, la intensidad de la epidemia depende fuertemente de la cantidad de inóculo primario [193].

6.1. El inóculo primario

La mayor fuente de inóculo primario es el inóculo residual [123], inóculo constituido por las lesiones necrosadas y/o latentes llevadas por las hojas del café que sobrevivieron después de la época seca [9, 141]. La cantidad de inóculo residual depende, por lo tanto, de la intensidad de la defoliación después de cosecha. Esta se ve acentuada por una serie de factores de estrés como una fuerte producción, un desequilibrio nutricional, una fuerte exposición al sol, un bajo potencial hídrico del suelo, un periodo seco muy largo. Algunas prácticas culturales como las podas de tejido disminuyen también la cantidad de inóculo al eliminar las hojas enfermas. Paradójicamente, las aplicaciones de fungicidas pueden aumentar la cantidad de inóculo residual porque prolongan la vida de las hojas y especialmente de las hojas enfermas [11]. Los factores que acentúan la defoliación durante la época seca son de intensidad variable en una misma plantación: la sombra siempre es irregular, la fertilidad del suelo es heterogénea, la producción varía en función del manejo o de la edad de la planta. Por lo mismo, pueden formarse focos de inóculo residual más o menos numerosos y dispersos [126]. Las primeras lluvias reactivan la esporulación sobre las lesiones necrosadas y/o latentes y se forma el inóculo primario [137, 141].

Son pocos los experimentos que se han llevado a cabo con el fin específico de estimar el efecto del inóculo residual sobre el desarrollo posterior de la epidemia. Se pueden citar los intentos de erradicaciones de este inóculo antes del desarrollo de la epidemia, a través de defoliaciones de las hojas infectadas, químicamente en Camerún [137], o manualmente en Brasil [121] y Honduras [13]. Estos trabajos no lograron evidenciar mucho. En el primer caso no se logró la defoliación química deseada y por lo tanto no se pudo comprobar nada. En los otros dos, sólo se obtuvo un retraso de algunas semanas en el desarrollo de la epidemia, el cual no afectó los niveles finales de infección.

La cantidad de inóculo inicial afecta, por lo tanto, principalmente la precocidad de la epidemia. Eso puede tener, sin embargo, consecuencias importantes, especialmente en cuanto a los tiempos oportunos para las aplicaciones de fungicidas, las cuales tienen que hacerse en forma preventiva, como se explicará más adelante. Esta importancia se ilustró en un experimento de comparación de calendarios de aspersión de fungicidas cúpricos, llevado a cabo en 1991 y 1992, en Guatemala [11]. En este experimento, la enfermedad se controló adecuadamente, en el primer año, con dos o tres aplicaciones de fungicidas. Sin embargo, al siguiente año, en las parcelas que recibieron esos tratamientos, las epidemias fueron más precoces (hasta de dos meses) que en el testigo sin control, debido a la mayor cantidad de inóculo residual (entre tres y cinco veces mayor que en el testigo). En el segundo año, los calendarios de aspersión que empezaron tardíamente (mayo) salieron igual de malos que el testigo por esa razón. Sólo los programas de aspersión precoces (abril) lograron contrarrestar el arranque más precoz de la epidemia en las parcelas con fungicidas.

6.2. El desarrollo de la epidemia

En los países de influencia tropical, donde existe una sola época de lluvias, se describieron cuatro fases en el desarrollo de la epidemia. En Centroamérica, estas fases se ubican así en el tiempo: una primera fase de desarrollo lento, generalmente observada entre mayo y julio, seguida

de una fase de crecimiento acelerado entre agosto y febrero, hasta llegar al máximo de infección (tercera fase) y finalmente una fase de descenso [9, 81, 94, 171].

La intensidad del ataque de una enfermedad depende de las interacciones entre el hospedero, el patógeno, el ambiente y el manejo [202]. En el caso de la roya anaranjada, factores biofísicos, características productivas del hospedero y características del manejo han sido reportados como afectando la epidemia principalmente. Aunque se sabe que la agresividad y la virulencia del patógeno pueden variar, no se han documentado las implicaciones epidemiológicas de estas variaciones.

6.2.1. La lluvia y el rocío

Como ya se explicó anteriormente, la lluvia contribuye al transporte de las uredosporas a corta distancia, y el agua líquida es necesaria para su germinación hasta la penetración de la hoja. Esto explica que la epidemia se desarrolle durante la época de lluvias y que su descenso se observe cuando el periodo de lluvias se detiene, en época seca [9, 81, 94, 171]. Sin embargo, la falta de lluvia no parece ser una fuerte limitante para el desarrollo de la epidemia. Otras fuentes de agua libre, como el rocío, pueden facilitar la germinación de las esporas en ausencia de lluvia [136] y el viento, como ya se explicó, permite la dispersión en seco de las esporas. Eso puede explicar porque, en dos encuestas agronómicas amplias, una en Malawi [154] y otra en Honduras [16], los niveles de roya anaranjada observados no se relacionaron con la cantidad de lluvia.

6.2.2. La temperatura y la altitud

La germinación es muy dependiente de las condiciones de temperatura. La formación del apresorio y la progresión del hongo en la hoja también dependen de esta variable. El resultado de estos efectos es que el periodo de incubación se acorta extremadamente en los meses en que las temperaturas no son ni excesivas ni demasiado bajas. En Honduras, a 750 m de altitud, de febrero de 1982 a enero de 1983, los periodos de latencia fluctuaron entre 29 y 62 días [170]. Los periodos más cortos se observaron en agosto y septiembre, meses en que las temperaturas se mantuvieron entre 18°C y 27°C. A una altitud de 1 200 m, los periodos de latencia se alargaron debido a las temperaturas más bajas. Estos oscilaron entre 40 y 80 días. En El Salvador, a 465 m de altitud, de mayo de 1984 a septiembre de 1985, se observaron periodos de latencia con duraciones de 27 a 45 días [133]. Los periodos de latencia más cortos ocurrieron en los meses de julio, agosto y septiembre cuando las condiciones de clima y especialmente de temperatura (entre 18.8 y 27.7°C) fueron más favorables a la enfermedad. Lo anterior explica que los máximos de infección y la forma de la curva de progreso de la epidemia varíen en función de la altitud. En México, de marzo de 1988 a abril de 1989, se observó que a mayor altitud los niveles de infección alcanzados eran menores [9]. A 1 100 m de altitud, se obtuvo una infección máxima de 16% de hojas jóvenes enfermas, a 730 m el porcentaje fue de 24%, mientras que a 460 m se alcanzó un porcentaje de 32%. La precocidad de los ataques también siguió la misma tendencia. A 460 m de altitud se necesitaron 206 días, a partir del inicio del estudio, para llegar al 50% del desarrollo de la epidemia (mes de octubre), a 730 m se necesitaron 223 días (noviembre), mientras que a 1 100 m de altitud, 305 días fueron necesarios (enero). El efecto negativo de la altitud sobre la roya anaranjada ha sido descrito en todos los continentes [25, 26, 34, 82].

6.2.3. La carga fructífera

La receptividad de las hojas a la roya anaranjada es más alta cuando la carga fructífera de la planta es más elevada [10, 15, 16, 52, 61-63, 115, 181, 204]. Es uno de los factores que más influyen en el desarrollo de la epidemia [16, 106, 131]. Un 50% de la variabilidad de infección observada a escala de la parcela ha sido atribuida así al solo efecto de la carga fructífera [10]. Lo anterior permite explicar las observaciones hechas tanto en México [95], como en El Salvador [134] y Guatemala [10] donde se indicó que la epidemia de roya anaranjada tenía un ritmo bienal paralelo al ritmo bienal de la producción [58]. Este paralelismo conduce a subestimar el efecto de la enfermedad, pues después de un año de mucha cosecha, siempre se espera un año de baja producción, con o sin roya anaranjada [10]. La roya anaranjada ha sido probablemente más grave que lo que se ha reportado en los últimos 35 años.

Cabe mencionar que la epidemia del año 2012 en Centroamérica fue tan intensa que los ataques fueron muy elevados aún en plantas con poca producción, rompiendo así, en forma inusual, el ritmo bienal de la epidemia.

6.2.4. El periodo de cosecha

La receptividad del cafeto pareciera incrementarse no solamente en plantas con una carga de frutos importante sino también en una misma planta a medida que se desarrolla el fruto [106]. Esto se traduce por una asociación entre el avance de la cosecha y el avance de la epidemia. En México, en las mismas tres localidades mencionadas anteriormente, el principio de la epidemia coincidió con el inicio de la cosecha. Posteriormente, el crecimiento acelerado de la epidemia ocurrió cuando la cosecha estaba bien establecida. Finalmente, el máximo de infección se encontró al final de la cosecha. La epidemia entonces empezó a declinar [9]. Desde luego, este paralelismo es también el resultado del gran movimiento de personas en los cafetales durante la época de recolección, lo que favorece la diseminación de las uredosporas [21]. Lo anterior explica que, en condiciones normales, no haya pérdidas de producción en el año de la epidemia, sino que al año siguiente solamente. Esto, sin embargo, puede variar. La epidemia del 2012 en Centroamérica ha sido una epidemia precoz, causando defoliaciones y muertes de ramas prematuras, el secamiento del café antes de la cosecha, y por lo tanto pérdidas de producción en el mismo año de la epidemia. Epidemias tan precoces ya habían sido señaladas en otros continentes, pero es probablemente una de las primeras veces que esto pasa en América Central.

6.2.5. La sombra

Los efectos de la sombra sobre la roya anaranjada han sido y siguen siendo controvertidos. Algunos autores han mencionado que la sombra incrementa la enfermedad [186], otros que la reduce [185], otros que la incrementa o que no hay efecto dependiendo del tipo de sombra [167], otros que la incrementa o que la reduce dependiendo de la carga fructífera del café [15, 16]. En realidad, son múltiples las vías de acción que pueden verse estimuladas por la presencia de plantas asociadas al cultivo, y el balance de los efectos, frecuentemente opuestos, es siempre difícil de establecer [17, 176]. Esto está ilustrado en el Cuadro 3 el cual indica todos los posibles efectos de la sombra sobre cada uno de los procesos de la roya anaranjada [15]. La sombra puede

afectar diferentes procesos a través de una misma vía de acción, favorecer uno de estos procesos y simultáneamente desfavorecer otro. Por ejemplo, la sombra intercepta la radiación (una vía de acción) lo que favorece la germinación de la uredospora (un proceso) pero desfavorece la receptividad de la hoja a nivel de la penetración (otro proceso). La sombra puede afectar un mismo proceso a través de diferentes vías de acción y también tener efectos opuestos. Por ejemplo, la sombra evita temperaturas extremas (una vía de acción) y consecuentemente favorece la penetración (un proceso), la cual, en cambio, es desfavorecida a través del efecto regulador de la sombra sobre la carga fructífera (otra vía de acción). La sombra puede favorecer un proceso a través de una vía de acción bajo ciertas condiciones y desfavorecerla bajo otras, o en otro momento. Por ejemplo, la sombra conserva el agua libre procedente de las lluvias en la plantación (una vía de acción), y favorece los procesos de germinación y penetración. Sin embargo, bajo sombra, no hay rocío (otra vía de acción), única fuente de agua libre en días sin lluvia, lo cual desfavorece estos mismos procesos cuando no llueve. López-Bravo *et al.* [115] empezaron a desenmarañar los efectos de la sombra sobre la roya anaranjada, estudiando particularmente las vías de acción de la carga fructífera y del microclima (mojadura y temperatura de las hojas especialmente). Estos autores compararon la incidencia y severidad de la roya anaranjada, a pleno sol y bajo sombra de eritrinas, en plantas de café con cargas fructíferas controladas, regulándolas manualmente. Bajo estas condiciones, se observó una incidencia mayor bajo sombra (incremento de 29%). Los procesos pre-infecciosos (germinación, penetración) fueron probablemente favorecidos bajo sombra, por las mejores condiciones de mojadura de las hojas y temperaturas máximas menos altas (hasta 6°C de diferencia). La severidad también fue más alta, pero las diferencias no fueron significativas, indicando posiblemente que los efectos de la sombra sobre los factores que afectan la colonización de la hoja, de la cual depende la severidad, fueron menos determinantes. La relación positiva de la carga fructífera con la incidencia y la severidad de la enfermedad se verificó. De lo anterior se dedujo que la sombra reduce los ataques de roya anaranjada porque la sombra reduce la carga fructífera, pero las condiciones de microclima son mejores para el patógeno bajo sombra. Por lo tanto, es posible encontrar más altas incidencias de roya anaranjada a pleno sol que bajo sombra si la carga fructífera es más elevada a pleno sol. Pero si las cargas fructíferas son equivalentes, se tendrá mayor incidencia bajo sombra. Además de los efectos de la sombra sobre el ciclo patológico, hay que agregar los efectos que afectan la epidemia en sí, y especialmente el crecimiento del hospedero. Cuando el crecimiento del hospedero es bueno, y que, por lo tanto, se incorporan muchas hojas sanas al sistema, la incidencia y la severidad de la enfermedad pueden disminuir, por un efecto de dilución de la enfermedad [77]. En el trabajo de López-Bravo *et al.* [115], hubo un mayor crecimiento del hospedero a pleno sol. Esto resultó en un efecto de dilución más grande a pleno sol que bajo sombra. Este efecto contribuyó a disminuir la incidencia y la severidad bajo la condición de sol. Cabe mencionar que ese trabajo se condujo en condiciones no limitantes de lluvia.

Cuadro 3 Efectos potenciales de la sombra sobre la roya anaranjada a través de sus efectos sobre los factores que afectan los diferentes procesos de la enfermedad (modificado de Avelino *et al.*, 2004)

Vía de acción	Proceso de la roya anaranjada afectado	Efecto potencial de la sombra sobre cada proceso a través de la vía de acción indicada	Explicación
Lluvia	Dispersión	+/-	La sombra intercepta las gotas de agua. Cuando la lluvia es poco abundante, el agua no llega al café. No se da la dispersión. Cuando las lluvias son abundantes, la sombra canaliza el agua, forma gotas gordas con un impacto potencial sobre el café más fuerte (depende de la altura de la sombra).
Viento	Dispersión	-	La sombra intercepta el viento, y reduce la dispersión en seco.
Area foliar	Depositación	+	Si la sombra no es excesiva, el índice de área foliar del café es más alto que al pleno sol (menos hojas, pero más amplias y hojas más longevas). La probabilidad de éxito de la depositación es mayor bajo sombra.
Mojadura	Germinación Penetración	+/-	La sombra conserva el agua libre procedente de las lluvias en la plantación. Sin embargo, bajo sombra, no hay rocío, única fuente de agua libre en días sin lluvia.
Radiación	Germinación	+	La sombra intercepta la radiación y facilita la germinación.
	Penetración	-	La sombra intercepta la radiación y disminuye la receptividad de la hoja del café.
Temperatura	Germinación Penetración Colonización	+	La sombra regula las temperaturas. Particularmente, las temperaturas máximas diarias de las hojas son más bajas que al pleno sol. Las temperaturas se mantienen más cerca del óptimo para la roya anaranjada.
Carga fructífera	Penetración Colonización	+/-	La sombra reduce el ritmo bienal de la producción. Nunca hay producciones muy elevadas, pero tampoco hay producciones muy bajas. La resistencia fisiológica nunca es alta, nunca es baja.
Humedad del suelo	Penetración Colonización	+	La sombra conserva la humedad del suelo, y favorece la penetración y la colonización.
<i>Lecanicillium lecanii</i>	Esporulación	-	La sombra favorece el micoparásito de la roya anaranjada

+ La sombra favorece la roya anaranjada

+/- La sombra tiene efectos varios sobre la roya anaranjada

- La sombra desfavorece la roya anaranjada

La epidemia del año 2012 en Centroamérica fue muy grave, pero los impactos fueron muy diversos, en relación con la diversidad de los ambientes y de los manejos. El impacto fue especialmente fuerte en parcelas a pleno sol (Figura 2). El año 2012 fue menos lluvioso y con varios periodos secos cortos intercalados en la época de lluvias. A la luz de lo explicado anteriormente, la sombra pudo haber ayudado a reducir el impacto de la roya anaranjada, en estas condiciones climáticas especiales, (i) interceptando el rocío y eliminando la única fuente de agua libre durante los periodos secos inusuales y (ii) mejorando el crecimiento de la planta de café al conservar más humedad en el suelo. La sombra podría ser parte de la solución en el manejo de la roya anaranjada si se considera que las condiciones del 2012 podrían ser más frecuentes en el futuro, en el marco del cambio climático.



Figura 2 Impacto de la roya anaranjada en dos fincas fuertemente expuestas al sol durante la epidemia 2012-2013. A la izquierda, finca de Costa Rica a 1000 m de altitud. A la derecha, finca del Salvador a 600 m de altitud. Fotos de J.Avelino.

6.2.6. La fertilización y la calidad del suelo

Un buen estado nutricional del hospedero no es una garantía de alta resistencia fisiológica. Hay reportes contradictorios sobre los efectos de la nutrición en enfermedades de las plantas, probablemente porque estos efectos dependen de muchos factores adicionales [66, 200]. La estrategia de infección del parásito es determinante. En el caso de patógenos necrotróficos, que prefieren los tejidos senescentes y necesitan romper las células del hospedero para obtener sus nutrientes, una buena nutrición mineral puede favorecer la resistencia de la planta. En cambio, en el caso de los parásitos biotróficos, como *H. vastatrix*, que requieren de células vivas del hospedero para su propio desarrollo, el efecto de la nutrición es menos claro. Una buena nutrición nitrogenada ha demostrado ser, más bien, beneficiosa para los parásitos biotróficos, como en el caso de *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici*, parásito del trigo [143]. Además de estos efectos sobre la resistencia fisiológica, es importante también considerar los efectos de la nutrición sobre la epidemia a través del crecimiento del hospedero.

Para el caso de la roya anaranjada del café, se ha observado, en Honduras, que la incidencia de la enfermedad era menor en parcelas fertilizadas comparado con parcelas no fertilizadas [16]. Los

autores sugirieron que esto tenía que ver con el mejor crecimiento del hospedero, y con el efecto de dilución ya mencionado [77]. Los fuertes impactos de la roya anaranjada en los años 2008-2011 en Colombia fueron atribuidos, en parte, al menor uso de fertilizantes, lo cual condujo a un crecimiento y una recuperación de las plantas deficientes [56]. Eso fue también una de las razones avanzadas para explicar la epidemia de 1989 en Costa Rica [1].

En Brasil, se encontraron diferencias de incidencia de roya anaranjada en un experimento con diferentes fuentes y cantidades de abonos orgánicos [175]. Los autores sugieren que estas diferencias se deben a diferencias de resistencia fisiológica. Las hojas del tratamiento con mayores ataques de roya anaranjada (un incremento del 42% con respecto al tratamiento de referencia) presentaron menores contenidos de calcio en diferentes etapas del crecimiento del fruto. El calcio es un elemento constitutivo esencial de las paredes celulares. Una deficiencia en este elemento podría facilitar el progreso intercelular del hongo. Por su lado, Martinati *et al.* [122] probaron el efecto de diferentes fuentes de silicio, aplicadas al suelo, en la resistencia fisiológica de plántulas de café, las cuales fueron inoculadas. El silicio tiene la capacidad de estimular las reacciones de defensa de las plantas [75]. Estos autores encontraron que el número de lesiones de roya anaranjada se reducía de hasta un 66% en las plantas que recibieron dosis de 5µM de silicio con respecto al testigo sin aplicación de silicio. Sin embargo, este resultado no se corroboró en el campo en plantas adultas [114].

La incidencia y la severidad de la roya anaranjada han sido relacionadas con características del suelo. En Nueva Caledonia, suelos con pH entre 4.7 y 6.5 y con contenidos en materia orgánica inferiores a 3% fueron descritos como favorables al desarrollo de la roya anaranjada [111]. En Honduras, también se observó una relación similar entre el pH del suelo y la incidencia de la enfermedad [16]. Para explicar esta relación, se emitió la hipótesis que la acidez del suelo podía afectar la absorción de algunos elementos esenciales para la rigidez de las paredes celulares, como el calcio.

Aunque factores nutricionales parecen estar asociados con el ataque de la roya anaranjada, los conocimientos actuales no dejan claro cómo mejorar la nutrición del café para incrementar su resistencia fisiológica. Lo que sí está claro es que una planta bien nutrida tendrá el crecimiento necesario para reponer las hojas perdidas por hojas nuevas y mantener sus ramas vivas. El fuerte impacto de la epidemia centroamericana del 2012 pudo estar relacionado con una fertilización del café menos lograda que en otros años, debido a los periodos secos inusuales de la segunda parte del año.

6.2.7. Otros factores

6.2.7.1 La densidad de siembra

Como en el caso de la sombra [115], las altas densidades de siembra del café tienden a favorecer la roya anaranjada en condiciones de carga fructífera homogeneizada. Esto fue demostrado en Brasil en un experimento en el que todas las plantas estaban sin producción. Estas habían recibido, en efecto, un tratamiento de poda denominado “esqueletamiento” [151]. Este consiste en podar todas las ramas del cafeto dejando sólo un esqueleto. En el año de la poda, el cafeto no

produce y se reviste, preparando la cosecha del siguiente año. Bajo esta condición, se observó un incremento de la severidad y de la incidencia en un 88% y 84% respectivamente, con densidades de 10 000 plantas con respecto a 2 500 plantas por hectárea. El aumento de las densidades de siembra implica un mayor auto-sombreamiento entre cafetos y, por lo tanto, produce efectos similares a los de la sombra, especialmente en términos de mojadura [15]. En este experimento, el incremento de los niveles de ataque de la enfermedad en condiciones de altas densidades fue justamente atribuido al incremento de la mojadura [151]. Sin embargo, las altas densidades también pueden favorecer la propagación de la enfermedad de planta en planta por el mayor número de contactos entre plantas [36].

6.2.7.2. El enemigo natural, *Lecanicillium lecanii*

Son varios los micoparásitos que afectan la roya anaranjada del café [39], pero el principal es *Lecanicillium lecanii*. El género *Lecanicillium* tiene especial habilidad para afectar los hongos biotróficos como los mildiús o las royas. También es un hongo entomopatógeno de los áfidos y escamas [149]. *Lecanicillium lecanii* es especialmente abundante bajo sombra. Staver *et al.* [186] lo explican por las condiciones más húmedas que hay en esta condición. Vandermeer *et al.* [196] relacionan, por su lado, la alta abundancia de *L. lecanii* bajo sombra con la presencia de hormigas arborícolas de la especie *Azteca instabilis* (Hymenoptera, Formicidae). Esta hormiga establece una relación mutualista con la escama verde del café, *Coccus viridis* (Hemiptera, Coccidae), la cual puede alcanzar poblaciones importantes bajo la protección de la hormiga. Cuando las poblaciones de escamas son altas, éstas son más propensas a infectarse por *L. lecanii*, formando así focos del micoparásito en la parcela. Estos autores notaron que los niveles de roya anaranjada eran más bajos conforme los cafetos estaban más cerca de estos focos, proponiendo un control natural de la roya anaranjada por *L. lecanii*. En realidad, la cantidad de lesiones de roya anaranjada, parasitadas por *L. lecanii*, alcanza niveles altos, normalmente, al final de la época de lluvias, cuando, por lo contrario, hay mucha enfermedad. Debido a este efecto tardío, el micoparásito sólo podría afectar la cantidad de inóculo primario para la epidemia de roya anaranjada siguiente [186], aunque, probablemente, no los niveles finales, como ya se explicó. Últimamente, sin embargo, se encontró una relación positiva entre la distancia a los focos de escamas parasitadas por *L. lecanii* y el incremento de la incidencia de roya anaranjada al año siguiente [98]. Cuanto más cerca de estos focos, mayor reducción de la incidencia al año siguiente. Esto podría ser un argumento en favor de un efecto del parasitismo de *L. lecanii* sobre la incidencia de roya anaranjada del siguiente año. Sin embargo, también podría explicarse por el comportamiento bienal de la incidencia de roya anaranjada. Pues, en este trabajo, los focos de *L. lecanii* se encontraban donde las incidencias de roya anaranjada eran las más altas. Al año siguiente, las incidencias tenían que bajar. Al revés, donde *L. lecanii* estaba ausente, la incidencia de roya anaranjada también era baja. En estos lugares, al año siguiente, las incidencias tenían que subir.

6.2.7.3. El contexto paisajístico

Los efectos del paisaje sobre las enfermedades están cada vez más documentados, aunque casi exclusivamente en clima templados [51, 93, 156]. La fragmentación del paisaje puede ayudar a disminuir los ataques de enfermedades, al crear distancia entre parcelas susceptibles y dificultar

la dispersión de los patógenos [203]. Sin embargo, en el único experimento montado sobre este tema para el caso de la roya anaranjada del café, se observó algo distinto. No se encontraron más ataques de la enfermedad donde había más café sembrado en el paisaje, sino donde había más pasto [18]. Aunque esto requiere de verificaciones, los autores sugirieron que la presencia de usos de suelo abiertos en el paisaje, como el pasto, podía incrementar la velocidad del viento, y propiciar la liberación de esporas en grupos. Estos grupos de esporas son normalmente pesados y se depositan a corta distancia de la fuente, incrementando así la incidencia de la enfermedad en ese mismo lugar.

6.3. Curva de progreso de la enfermedad a escala de la planta

El desarrollo de la enfermedad a escala de la planta se ha calificado de centrífuga. La epidemia inicia a partir de las hojas viejas, localizadas en el interior y abajo del cafeto, y, poco a poco, alcanza las hojas jóvenes de las bandolas, en las partes más externas y altas de la planta. En México a 460 m de altitud, la epidemia alcanzó el 50% de su desarrollo total en el mes de noviembre en ramas del tercio superior del cafeto. Este mismo porcentaje se había alcanzado 60 días antes en el tercio inferior. A 730 m de altitud, la diferencia fue de 49 días. En este último caso, la epidemia alcanzó el 50 % de su desarrollo total en la parte alta del cafeto en el mes de diciembre. En cuanto a los niveles de infección, éstos fueron mayores abajo de la planta que arriba. En el lote de baja altitud, se obtuvieron porcentajes acumulados de 62 y 46% de hojas jóvenes enfermas respectivamente, mientras que en el lote de mayor altitud, los porcentajes fueron de 28 y 18% [9]. Algo similar fue reportado en Colombia [198], con la diferencia de que los niveles de infección alcanzados eran mayores.

6.4. Los modelos de pronóstico

Kranz y Royle [101] propusieron de clasificar los modelos en tres categorías: modelos descriptivos, conceptuales y predictivos de acuerdo a su objetivo principal. Los modelos descriptivos describen las epidemias y ayudan a formular hipótesis sobre los factores que afectan su desarrollo, pero, usualmente, no consideran los mecanismos subyacentes a este desarrollo. Algunos de estos modelos pueden tener poder predictivo, sin embargo, aprovechando la existencia de relaciones empíricas estables entre predictores y variables respuesta. Por lo contrario, los modelos conceptuales son representaciones de los mecanismos que conducen al desarrollo de las epidemias. Son la base para la construcción de modelos predictivos mecanísticos. Estos integran cuantitativamente los efectos individuales de diferentes factores, y sus interacciones, sobre los procesos biológicos y ecológicos determinantes en el desarrollo de la epidemia. Por lo mismo, estos modelos tienen un valor más general que los modelos descriptivos.

Diferentes modelos de pronóstico han sido desarrollados para predecir la evolución de la epidemia de roya anaranjada, con el fin principal de adecuar el control al riesgo. Todos los modelos son descriptivos, excepto el modelo propuesto por Kushalappa *et al.* [106], el cual constituye un primer intento de integrar los mecanismos (Cuadro 4). La mayoría de los modelos se construyó haciendo uso de técnicas de regresión múltiple. Estos modelos son normalmente poco estables. En efecto, pueden existir correlaciones entre diferentes predictores de la variable

respuesta, o entre estos predictores y otras variables explicativas no incluidas en los modelos que deben permanecer estables para que el poder predictivo del modelo se mantenga. Esta multicolinealidad es, posiblemente, la principal razón del poder predictivo limitado de los modelos basados en ecuaciones de regresión en biología.

Cuadro 4 Algunos modelos de la roya anaranjada

Variable respuesta	Predictores principales	Método	País y referencia
Periodo de latencia	Promedios diarios de las temperaturas mínimas y máximas durante el periodo de latencia	Regresión	Kenya; Rayner, 1961 Brasil ; de Moraes, 1976 Brasil; Kushalappa & Martins, 1980
Número de lesiones por hoja	Promedios diarios de las temperaturas mínimas y máximas; lluvia	Regresión	Brasil; Alfonsi <i>et al.</i> , 1974
Proporción de área foliar infectada	Cantidad previa de inóculo cuantificado como la proporción de área foliar con lesiones y proporción de área foliar con esporas; lluvia	Regresión	Brasil; Kushalappa & Chaves, 1980
Tasa de crecimiento	Cantidad previa de inóculo cuantificado como la proporción de área foliar con esporas; proporción de hojas nuevas; promedios diarios de las temperaturas mínimas y máximas; lluvia	Regresión	Brasil; Kushalappa, 1981
Tasa de crecimiento	NSRMP (Net Survival Ratio for Monocyclic Process): características del parásito x hospedero x ambiente	Regresión	Brasil; Kushalappa <i>et al.</i> , 1983, 1984
Incidencia	Humedad relativa; pluviometría; temperatura máxima; total de hojas presentes; proporción previa de hojas enfermas	Regresión	Honduras; Oseguera, 1991
Incidencia	Temperatura mínima; humedad relativa; radiación; producción	Redes neuronales	Brasil; Pinto <i>et al.</i> , 2002
Incidencia	Carga fructífera; fertilización; porcentaje de sombra; altitud; pH del suelo; número de hojas	Árbol de regresión	Honduras; Avelino <i>et al.</i> , 2006
Variaciones de incidencia	Temperatura media durante las horas con humedad relativa mayor a 95%; temperatura máxima; temperatura mínima; humedad relativa; carga fructífera	Árbol de regresión	Brasil; Meira <i>et al.</i> , 2008, 2009

El primer modelo que fue desarrollado lo hizo Rayner [160] en Kenia. Se explicó el periodo de latencia con los promedios de temperaturas mínimas y máximas que ocurrieron durante este periodo. Algo similar fue desarrollado, años después, en Brasil [65, 103], pero las ecuaciones encontradas fueron muy distintas a las de Kenia. Esto también ocurrió en Honduras, donde se propusieron varias ecuaciones dependiendo de la zona y de los años en estudio [170, 192]. La

diversidad de modelos, obtenidos con las mismas variables, ilustra lo explicado anteriormente. Son modelos poco estables y, por lo tanto, con poder predictivo limitado.

También se construyeron modelos de regresión múltiple más complejos, con mayor número de variables explicativas. Se explicaron diversas características de la epidemia, como el número de lesiones por hojas [3], la proporción de área foliar infectada [102], la tasa de crecimiento de la epidemia [104], o la incidencia de la enfermedad [148]. Entre las variables explicativas estaban variables climáticas, variables biológicas relativas al hospedero, y variables biológicas relativas a la enfermedad (Cuadro 4). Pero esto no permitió tener modelos más estables.

Lo anterior llevó al equipo de Kushalappa a desarrollar sus modelos predictivos basados en los mecanismos [105, 106]. En estos modelos se consideraron todos los factores conocidos como necesarios a la sucesión de acontecimientos que conducen al desarrollo de la epidemia. Estos se integraron en una sola variable denominada “NSRMP” (Net Survival Ratio for the Monocyclic Process) o Grado de Supervivencia Neta para el Proceso Monocíclico. El NSRMP cuantifica los acontecimientos favorables al desarrollo de la epidemia que ocurrieron durante un período de 28 días antes de la fecha del pronóstico. Esta variable es el resultado de la multiplicación de varias cantidades relacionadas con el medio ambiente (precipitación, temperatura, tiempo de mojadura, viento), el hospedero (cantidad de masa foliar, la etapa de desarrollo de los frutos, la producción) y el patógeno (cantidad de inóculo). El NSRMP se utilizó como variable explicativa de la tasa de crecimiento acumulado de la epidemia 28 días después de la fecha de pronóstico. Se utilizaron técnicas de regresión para relacionar el NSRMP con la tasa de crecimiento. Las mejores ecuaciones de pronóstico fueron ecuaciones polinomiales del segundo grado con coeficientes de determinación de 0.64 y 0.76, cuando la enfermedad era expresada como proporción de hojas enfermas y proporción de área foliar enferma respectivamente. Kushalappa y sus colaboradores propusieron que los controles químicos empezaran cuando las tasas de crecimiento pronosticadas alcanzaran 0.1 monits (transformación monomolecular) por periodo de 28 días (valor del NSRMP de 0.006), considerando proporciones de hojas enfermas, o 0.0026 monits por periodo de 28 días (valor del NSRMP de 0.00015), considerando proporciones de área foliar enferma. Como explicado, este modelo requería, para su funcionamiento, de una serie de variables, entre las cuales, las climáticas eran de adquisición complicada para la mayoría de los productores. Un modelo simplificado fue, por lo tanto, desarrollado. Este sólo necesitaba la cuantificación de la cantidad de inóculo (proporción de hojas afectadas o de área foliar afectada) y del potencial productivo [106, 107]. Las condiciones de clima eran preestablecidas según el mes del año y la zona. Las bondades de estos sistemas de pronóstico se confirmaron al demostrar que, a través de su uso, se podía reducir el número de aplicaciones de fungicidas protectores, de las cuatro recomendadas localmente hasta ninguna en ciertos casos [107].

En 1984 y 1985, la “Comisión México-Guatemala para la prevención y control de la roya del café” se involucró en el desarrollo de un modelo de pronóstico siguiendo los pasos de Kushalappa y sus colaboradores. Se divulgaron los resultados correspondientes a dos zonas altamente favorables a la roya anaranjada [50]. Los niveles del NSRMP para los cuales se recomendaba el control fueron alcanzados entre 1 y 3 veces, entre abril y noviembre dependiendo del año y de la localidad. En México, Holguín [95], a partir de un estudio de cuatro años de duración, estableció varias ecuaciones de regresión simple entre el NRSMP y las tasas de

crecimiento. Dependiendo del periodo epidémico considerado, se observaron coeficientes de determinación que variaron entre 0.01 y 0.83, concluyendo que parecía difícil que una sola ecuación de predicción pudiera usarse para varios ciclos diferentes. Lo anterior sugiere que, a pesar de haber considerado los mecanismos de desarrollo de la epidemia en estos modelos, su estabilidad también dejaba que desear. Otros factores no evaluados, pudieron ser las causas de las variaciones observadas. El sistema de manejo, en especial, puede alterar grandemente el desarrollo de la epidemia. Como ya indicado, la sombra, por ejemplo, puede reducir de unos 6°C la temperatura de la hoja comparado con el pleno sol [115]. Esto puede llevar a niveles de ataque muy distintos en una misma zona climática de producción.

Además de las regresiones múltiples, se han utilizado otras técnicas, como los árboles de regresión. El árbol de regresión permite explicar una variable cuantitativa a partir de variables cualitativas o cuantitativas. La técnica procede de esta forma: la población inicial de individuos (parcelas por ejemplo) se divide en dos o más grupos de acuerdo a los valores de la variable explicativa que permite la mayor discriminación de la variable por explicar (la incidencia de roya anaranjada por ejemplo). Estos grupos pueden ser divididos a su vez de la misma forma de acuerdo a los valores de la misma variable explicativa o de otra variable. La sucesión de divisiones conduce a la formación de un árbol en el que las extremidades (las hojas) son grupos de individuos que difieren en cuanto a los valores de las variables explicativas consideradas y también en cuanto a los valores de la variable por explicar. El resultado es una representación gráfica fácilmente interpretable, un árbol de decisión, con umbrales de las variables explicativas que conducen a cambios sucesivos, a medida que se progresa en el árbol, en los valores de la variable por explicar. Además, el árbol de regresión permite jerarquizar las variables explicativas, ya que siempre se introduce la variable explicativa que más discrimina en cada nivel. Se utilizó esta técnica, en Honduras, para explicar la incidencia máxima anual de roya anaranjada haciendo énfasis en factores de manejo, características del hospedero, del suelo, de la topografía, y en un menor grado del clima (lluvia anual únicamente). Se encontró que las variables explicativas más relevantes eran, por orden de importancia, la carga fructífera, las actividades de fertilización, el porcentaje de sombra, la altitud de la parcela, el pH del suelo, y la masa foliar [16] (Cuadro 4). Características específicas de las parcelas, especialmente de manejo, resultaron, por lo tanto, ser muy importantes, lo que explica la dificultad de pronosticar la enfermedad sin tomar en cuenta estas variables. Se propuso que este árbol se utilizara para caracterizar, a inicios del año, la predisposición de la parcela a ser atacada por la roya anaranjada. Esta técnica también fue utilizada en Brasil [131, 132]. En esta oportunidad, se puso el énfasis en factores climáticos y de carga fructífera (Cuadro 4). Uno de los modelos obtenidos forma parte de un sistema de alerta temprana manejado por EMBRAPA en Brasil. El 24 de septiembre del 2013, en el primer taller internacional para la construcción de un sistema de alerta temprana de la roya anaranjada en Centro América, el enfoque de los árboles de regresión ha sido también propuesto por Peter Ojiambo, de la Universidad de Carolina del Norte. Este científico considera este enfoque pertinente por el gran número de variables de diferente índole (manejo, ambiente, características del hospedero) y de naturaleza diversa (cuantitativa, cualitativa) que debe considerarse para pronosticar adecuadamente la roya anaranjada.

Se han utilizado también las redes neuronales artificiales para explicar la incidencia de la roya anaranjada [155]. Se trata de una técnica de clasificación elaborada que mima el funcionamiento

de las neuronas biológicas. Una neurona artificial es una unidad de procesamiento que a partir de variables de entrada produce una variable de salida la cual es una transformación de la suma ponderada de las variables de entrada. Esta variable de salida puede a su vez servir de entrada para otra unidad de procesamiento. La variable de salida final es la variable por explicar. Al igual que las regresiones múltiples, las redes neuronales proporcionan coeficientes que modelan las relaciones entre variables independientes y dependientes. La diferencia es que no se asume nada sobre la naturaleza de estas relaciones. No tiene que ser lineal. Utilizando esta técnica, Pinto *et al.* [155] demostraron que las variables que más peso tienen en el pronóstico de la incidencia de roya anaranjada son la temperatura mínima, la producción, la humedad relativa y la radiación. Un modelo basado en redes neuronales también forma parte del sistema de alerta temprana manejado por EMBRAPA en Brasil.

6.5. Sistema de alerta temprana

La fuerte epidemia de roya, experimentada en Centroamérica en 2012-2013, motivó al Programa Cooperativo Regional para el Desarrollo Tecnológico y Modernización de la Caficultura (PROMECAFE) a impulsar el desarrollo de un sistema de alerta temprana. Esta iniciativa forma parte de las medidas inmediatas del Programa Integrado de Combate a la Roya del Café, aprobado por el Consejo Agropecuario Centroamericano, que busca la recuperación de la capacidad productiva de café en Centroamérica y el Caribe.

En un taller, realizado del 23 al 27 de septiembre del 2013 en Guatemala, al que asistieron técnicos de los institutos del café y de los ministerios de agricultura, y expertos de diferentes instituciones internacionales, se sentaron las bases del sistema de alerta temprana para la roya anaranjada del café. El objetivo de este sistema es comunicar oportunamente al sector productivo del café y a autoridades sobre el riesgo potencial de una amenaza fitosanitaria y sus respectivas acciones de intervención, para anticipar las crisis productivas y sociales. El enfoque del sistema es regional, aunque operativo a diferentes escalas, con el fin de que la información sea intercambiable entre diferentes países. Para agregarle valor al sistema, se propuso ampliarlo a otras plagas y enfermedades.

Clásicamente, los sistemas de alerta temprana se basan en el monitoreo de las variables climáticas que determinan el desarrollo de las plagas o enfermedades [100, 117, 118, 187]. Para el caso de la roya anaranjada del café, esto es insuficiente, porque el manejo y el potencial productivo de las plantas tienen también un impacto fuerte en el desarrollo de la enfermedad. En el taller antes mencionado, se determinaron seis indicadores de riesgo (Cuadro 5). Tres son climáticos: inicio de la época de lluvias, amplitud de temperaturas diarias, pluviometría diaria. El primero indica el momento oportuno para implementar la primera aplicación de fungicidas. Los otros dos califican las condiciones climáticas necesarias para la repetición del ciclo del patógeno y el crecimiento de la epidemia. Dos indicadores son fenológicos: fecha de floración principal, potencial productivo. El primero ayuda también a definir el momento oportuno para la primera aplicación de fungicidas. Esta debe hacerse dos meses después de la floración principal [164]. El segundo determina la resistencia fisiológica de los cafetales (a mayor carga, menor resistencia). El último indicador caracteriza el manejo. Se trata de la rentabilidad del cultivo, la cual depende de los precios del café y de los costos de producción, especialmente de los precios de los

insumos. A menor rentabilidad, se tendrá menor inversión en los cafetales y por lo tanto una condición de fragilidad frente a los ataques de plagas y enfermedades. La rentabilidad del cultivo es también un indicador de la vulnerabilidad social de la caficultura. Además, se consideró necesario agregar un indicador que permitiera seguir el avance de la epidemia, con el fin de tomar medidas correctivas, especialmente de tipo social, por si, a pesar de los avisos y alertas, la enfermedad sigue avanzando. Este indicador es la misma incidencia de la roya anaranjada, la cual habría que monitorear en fincas cafetaleras representativas de las diferentes zonas productivas. Todos estos indicadores son posibles de monitorear a corto plazo como indicado en el Cuadro 5, modificando ligeramente metodologías ya existentes e implementadas por las instituciones técnicas del café de la región, y construyendo alianzas con las instituciones especializadas en la recopilación de información meteorológica como el Comité Regional de Recursos Hidráulicos (CRRH).

Cuadro 5 Indicadores de riesgo por considerar en un sistema de alerta temprana para la roya anaranjada del café

Indicador	Información que aporta el indicador	¿Cómo monitorear el indicador?
Rentabilidad del cultivo (precio del café, precio de los insumos)	Caracteriza el manejo (baja rentabilidad implica menor inversión en los cafetales) y la vulnerabilidad social	Los costos de producción así como los precios del café ya son monitoreados por los institutos del café y/o ministerios de agricultura
Potencial productivo	Caracteriza la resistencia fisiológica del café	Los pronósticos de cosecha realizados por los institutos del café y/o ministerios de agricultura pueden aportar esta información
Fecha de floración principal	Indica la fecha oportuna para la primera aplicación de fungicidas (dos meses después de la floración principal)	Puede agregarse la observación de este criterio en las actividades de monitoreo para los pronósticos de cosecha
Inicio de la época de lluvias	Indica la fecha oportuna para la primera aplicación de fungicidas	La información climática puede ser generada por el Comité Regional de Recursos Hidráulicos (CRRH)
Amplitud de temperaturas diarias	Informa sobre las condiciones para la repetición del ciclo del patógeno	
Lluvia diaria	Informa sobre las condiciones para la repetición del ciclo del patógeno	
Incidencia de la enfermedad	Informa sobre el avance de las epidemias y avisa de crisis productivas y sociales venideras	Sistema de vigilancia: monitorear fincas de café representativas de las zonas cafetaleras

El sistema de alerta temprana debe verse como un sistema en el que fluye la información. Los indicadores de riesgo antes mencionados se monitorearán por zona climática. Estos se procesarán para deducir el riesgo, el cual, una vez evaluado, generará una respuesta. La respuesta deberá llegar, por las mejores vías, a los usuarios, productores y/o autoridades. El sistema se visualiza, inicialmente, como un sistema experto que irá afinándose y adquiriendo precisión conforme vaya funcionando. Sin embargo, el sistema deberá fortalecerse, a breve plazo, con elementos de gestión de información, trabajos de zonificación climática, conformación de redes y/o comités nacionales y regionales que desarrollen planes de contingencia y ayuden a homogenizar el sistema a nivel de la región.

6.6. Las pérdidas de producción

A pesar de la gran cantidad de conocimiento acumulado sobre la roya anaranjada del café, no se conocen bien las pérdidas de producción que la enfermedad causa. Es evidente que la roya anaranjada puede causar pérdidas primarias, es decir pérdidas inmediatas sobre la producción del año en que se desarrolló la epidemia [202], como lo que pasó en la cosecha 2012-2013. Pero éstas, pocas veces, han sido evaluadas, posiblemente, porque no son tan frecuentes. Rivillas Osorio *et al.* [164] explican, sin embargo, que en caso de epidemias severas, una incidencia de entre 11 y 17% alcanzada dos a tres meses después de la floración podría ocasionar pérdidas primarias de 17 arrobas (1 arroba = 12.5 kg) de café pergamino seco (se presume por ha), además de pérdidas de calidad relacionadas con el tamaño del grano y defectos.

Las pérdidas de producción más frecuentes se observan al año siguiente de la epidemia. Estas pérdidas secundarias [202], sin embargo, tampoco han sido evaluadas con gran precisión y los datos deben tomarse con precaución. Chalfoun *et al.* [43], en una serie de ensayos de control químicos en varias localidades de Brasil y en varios años, evaluaron pérdidas de producción inferiores al 6% por cada porcentaje de hojas enfermas al momento de la cosecha anterior. En Honduras, Palma *et al.* [153], en un experimento de productos químicos de una duración de 2 años, reportaron pérdidas de producción de al menos 40%, ocasionadas por infecciones de 68% el año anterior, comparado con infecciones inferiores a 21%: aproximadamente 1% de pérdida por cada porcentaje adicional de hojas enfermas. Algo similar fue encontrado en Guatemala. Avelino *et al.* [10] encontraron, en ese país, pérdidas de producción de 21% en plantas con una infección acumulada de 16% de hojas jóvenes enfermas, en comparación con plantas totalmente sanas. Esa relación de 1% de pérdidas al año siguiente de la epidemia por cada porcentaje de hojas enfermas es algo que también se encontró en Papúa Nueva Guinea [35]. Las pérdidas secundarias, sin embargo, no conciernen únicamente la producción del año que sigue el de la epidemia. Pueden haber pérdidas secundarias a los dos años de la epidemia y hasta más. Por ejemplo, las parcelas fuertemente afectadas durante la epidemia del año 2012, y que tuvieron que ser recepadas en 2013, no volverán a producir normalmente, sino hasta tres años después de la poda, como consecuencia de esa epidemia. Esas pérdidas secundarias a varios años de distancia no se han cuantificado.

7. Manejo de la enfermedad

La alta vulnerabilidad de los sistemas agrícolas a los patógenos, en comparación con los

ecosistemas naturales, ha sido atribuida a su simplificación y, especialmente, a la reducción de la diversidad de plantas y de animales. De ahí, la propuesta de incorporar biodiversidad dentro de los agroecosistemas, tanto a nivel de parcela como a nivel de paisaje, para manejar mejor las plagas y enfermedades [4, 8, 24, 48, 120, 158, 189]. Sin embargo, dependiendo de los rasgos de vida de los patógenos o de las plagas, y de sus requerimientos, no siempre se tienen respuestas favorables al incorporar biodiversidad vegetal en los sistemas cultivados [17, 158, 176]. En el caso de la roya anaranjada del café, diferentes prácticas de manejo tienen potencial para reducir el impacto de la enfermedad. La sombra, una fuente de biodiversidad, es una de ellas, principalmente, gracias a su efecto regulador de la carga fructífera. La sombra podría ser parte de la solución en el manejo de la roya anaranjada, en el marco de cambio climático, por razones adicionales. En los periodos secos, que se esperan más largos y/o frecuentes, la sombra intercepta la única fuente de agua libre, el rocío, y además reduce el stress de las plantas. Otro aspecto importante es lograr una buena nutrición del cafeto, a través de la fertilización o de prácticas de conservación de suelo. Sin embargo, en caso de condiciones climáticas óptimas para la roya anaranjada, hay que reconocer que ningún sistema de manejo logrará mantener naturalmente la enfermedad en niveles bajos. Habrá que recurrir al uso de tácticas de control específicas como el control químico, o mejor a variedades resistentes.

7.1. El control químico

7.1.1. Los productos cúpricos

Los productos a base de cobre tienen propiedades protectoras en contra de las agresiones de los patógenos por sus efectos sobre la germinación. Estos han sido y siguen siendo utilizados para el control de la roya anaranjada. En los años 1920, el uso del caldo bordelés (fungicida a base de sulfato de cobre) ya era frecuente en el sur de la India [140]. En 1933, se recomendaban, en ese país, aspersiones de un caldo bordelés de fórmula 2-2-40: dos libras de sulfato de cobre y dos libras de hidróxido de calcio en cuarenta galones de agua [125]. La eficacia de los productos de cobre fue comprobada posteriormente en todo el mundo, como en Kenya [26, 145, 161], Brasil [57] y por supuesto en Centroamérica.

A los pocos años de aparecer la roya en El Salvador y en Honduras, se corroboró así la eficacia del oxiclورو, del hidróxido y del óxido de cobre [30, 147]. Simultáneamente, las dosis y frecuencias de aspersión se fueron afinando. Primero, en El Salvador, Gil [87], determinó que el control de la enfermedad era satisfactorio con dosis de 2.5 kg/ha de un producto a base de oxiclورو de cobre, o 2.0 kg/ha de un producto a base de óxido de cobre, ambos productos conteniendo 50% de cobre metálico, en cinco aspersiones a intervalo de un mes. Estudiando más precisamente las frecuencias de aspersión, Gil y Bautista [88] concluyeron que se lograba un buen control de la roya anaranjada con tres aspersiones bimestrales (junio-agosto-octubre) de un producto a base de oxiclورو de cobre, conteniendo 50% de cobre metálico, a una dosis de 3.5 kg/ha. Los mismos autores demostraron que la persistencia del producto sobre la hoja después de la aplicación era de 45 días, explicando así la eficiencia del programa de aspersión bimestral. Bonilla J.C. y Cerón en El Salvador [31], al estudiar las concentraciones de empleo de los productos cúpricos en el agua, establecieron que las concentraciones de 0.35% para óxidos e hidróxidos y 0.5% para oxiclورuros eran igual de eficientes. Algo similar fue descrito en

Honduras, donde Bonilla C.A. y Tronconi [29] determinaron que con 4 aspersiones mensuales de oxiclورو de cobre con dosis de 3.0 kg/ha, o de hidróxido de cobre u óxido de cobre con dosis de 2.5 kg/ha se obtenían buenos resultados. Ulteriormente, se determinó que la dosis de 2.0 kg/ha para óxidos e hidróxidos era eficiente [153]. En Honduras, dependiendo de las zonas, se encontró que entre 3 y 4 aspersiones de oxiclورو de cobre (3.5 kg/ha), iniciando con la época de lluvias, con intervalos de uno a dos meses entre cada aspersión, eran suficientes para obtener un buen control [28, 152, 172].

A pesar que las bondades del cobre han sido frecuentemente mencionadas [116] y que los productos a base de cobre se siguen utilizando en países productores de café importantes como la India [142], estos productos, poco a poco, han sido suplantados por productos curativos en Centroamérica. Hay dos razones principales avanzadas: (i) los cúpricos, como metales pesados, son contaminantes fuertes del ambiente y (ii) estos productos se lavan fácilmente cuando llueve intensamente [164].

7.1.2. Los sistémicos

Además de los cúpricos, también se estuvieron investigando diferentes productos sistémicos de acción curativa, en Centroamérica. Los productos sistémicos más estudiados son los que pertenecen a la familia de los triazoles que inhiben la biosíntesis del ergosterol en los hongos. Se comprobó la eficiencia de diferentes materias activas como el triadimefón en aplicación foliar, a una dosis de 250 g de ingrediente activo por hectárea [32, 164], el propiconazole en aplicación foliar, a una dosis de 178.5 g de ingrediente activo por hectárea [32], el triadimenol en aplicación al suelo a una dosis de 0.15 a 0.25 g de ingrediente activo por planta, el hexaconazole en aplicación foliar a una dosis de 25 a 50 g de ingrediente activo por hectárea [164, 190], el cyproconazole en aplicación foliar a una dosis de 20 a 25 g de ingrediente activo por hectárea [164, 190]. Se determinó que una sola aplicación de estos productos no era suficiente en general para controlar la enfermedad, con la excepción del triadimenol [191]. Estos productos tienen un buen efecto protector y curativo mientras las lesiones no esporulen. Cuando las lesiones esporulan, su eficacia es reducida [164].

Otros productos han emergido al mercado en los últimos años que tienen la propiedad de afectar la roya anaranjada en su fase de esporulación, al contrario de los triazoles. Se trata de las estrobilurinas, las cuales inhiben la respiración mitocondrial [19]. Entre las moléculas disponibles, el azoxystrobin y el pyraclostrobin han demostrado su eficacia contra la roya anaranjada. El azoxystrobin y el cyproconazole pueden usarse en mezcla, con dosis de 150 g y 60 g de ingrediente activo por hectárea respectivamente. El pyraclostrobin ha sido recomendado en dosis de 150 g de ingrediente activo por hectárea [164].

7.1.3. Estrategia de control químico

El control es más necesario a medida que la planta tiene un potencial productivo más alto. Este debe hacerse en forma preventiva. Esto es esencial para los fungicidas protectores, pero también para los fungicidas curativos. La tasa de crecimiento de la roya anaranjada es tal que en poco tiempo podría pasarse de incidencias leves, aparentemente poco dañinas, a incidencias elevadas

muy difícilmente controlables. El control químico debe, por lo tanto, establecerse cuando las incidencias son bajas, al inicio de la época de lluvias, cuando la epidemia empieza su crecimiento. La fecha de floración también puede servir de criterio. En Colombia, se recomienda iniciar el control dos meses después de la floración [164]. La protección debe mantenerse hasta el inicio de la maduración del fruto. Durante la cosecha, la epidemia crecerá, pero si se sale de incidencias bajas, este crecimiento será moderado. De lo contrario, si la incidencia inicial antes de cosecha es alta, podrían lamentarse pérdidas primarias y secundarias elevadas.

La frecuencia del control puede adaptarse según los resultados de monitoreos. Existen diversos métodos, todos empíricos, que consisten en muestrear cierto número de hojas, y en contar las que están enfermas para deducir la incidencia. La recomendación general es que cuando la incidencia está comprendida entre 5 y 10%, el control puede hacerse con fungicidas protectores. Arriba de 10%, el uso de curativos es indispensable. Cuando la incidencia pasa de 30%, sin embargo, el control podría ser muy complicado aún con curativos [164]. Estos métodos parecen todavía perfectibles. Por ejemplo, nunca se considera qué tipo de hojas (viejas, jóvenes) están afectadas o qué tipo de lesiones (incipientes, esporuladas, necrosadas) éstas presentan. Estas observaciones podrían ayudar a entender la dinámica de la epidemia y a tomar mejores decisiones de control químico.

7.2. El control genético

Considerando el costo de los fungicidas, la degradación del ambiente que éstos provocan por acumulación de metales pesados en el suelo y en las aguas, la dificultad de aplicación en ciertas pendientes muy pronunciadas o en lugares donde el agua escasea, y los riesgos para el usuario y el consumidor, la solución genética es definitivamente mucho más atrayente.

En varios países de América central, a través del programa PROMECAFE, se han seleccionado localmente, desde la década de los 1990, diferentes variedades resistentes a la roya anaranjada a partir de genotipos llamados Catimor (Caturra x Híbrido de Timor) originarios del CIFC de Portugal y de Brasil [67]. Todas las selecciones locales de Catimor (Catrenic, Catisic, Ihcafe 90, Costa Rica 95, MIDA96, Lempira) han sido realizadas sobre todo con criterios de productividad y de resistencia a la raza II (v_5). Aunque muchos de estos materiales fueron criticados por su calidad, a veces con razón, hay que reconocer que estas variedades han sido la salvación para muchos productores durante la epidemia 2012-2013. Pues sus características de resistencia han permitido atravesar la epidemia sin problema. Estos materiales siguen teniendo un gran potencial, especialmente si se considera que es posible mejorar la calidad [194]. Los Sarchimores (Villa Sarchí x Híbrido de Timor) muestran igualmente un comportamiento de resistencia a la roya anaranjada. Entre ellos se encuentra la variedad Marsellesa, producida en Nicaragua. Dos de los tres materiales híbridos F1 desarrollados por PROMECAFE y sus socios, Centroamericano y Milenio, son productos de un cruzamiento de un Sarchimor con el Rume Sudán, un material semi-silvestre, y por lo mismo muestran un comportamiento de resistencia a la enfermedad.

En los últimos años, varias variedades comerciales mejoradas a partir del Híbrido de Timor, y otros híbridos tetraploides interespecíficos, como el Icatú, de Brasil, han estado perdiendo poco a poco su resistencia a la roya anaranjada [183]. Esto ha sido el caso para la mayoría de los

progenitores de la variedad Colombia [5]. Todo apunta a que la presencia cada vez más grande, en las áreas cafetaleras, de genotipos con diversas cargas de genes de resistencia está favoreciendo la evolución paulatina del patógeno. Paradójicamente, si la roya anaranjada evoluciona es porque existe una presión de selección ejercida por esta diversidad de materiales resistentes. De acuerdo a Muller [138], solamente con variedades altamente cargadas en genes mayores de resistencia y homogéneas en cuanto a esa carga genética, se tendría la oportunidad de preservar por mucho años la resistencia en una región.

Lamentablemente, no se conoce exactamente el número de genes de resistencia de cada una de las diversas líneas que conforman cada Catimor. La variedad mejor documentada en este aspecto es el Ihcafé 90. Se comprobó en efecto que una de sus plantas madres, de las trece que lo componen, era homocigota para su resistencia sobre al menos tres genes, ya que al retrocruzarla con Catuaí y confrontar su descendencia F2 a la raza II (v_5), menos del 5% de los cafetos se mostraron susceptibles [174]. Para las demás plantas madres sólo se puede decir que sus descendencias inmediatas pertenecen en su gran mayoría al grupo A, en un grado menor al grupo 1, y en porcentaje muy pequeño al grupo 3 (pruebas hechas por el CIFIC en agosto de 1985, junio de 1987 y marzo de 1990). Para la variedad Costa Rica 95, la descendencia inmediata de sus dos progenies pertenece al grupo A y 1 (pruebas hechas en el CIFIC en febrero de 1983).

8. Cambio climático y roya anaranjada del café

Las actividades humanas impulsadas por los cambios demográficos, económicos, tecnológicos y sociales tienen un gran impacto en el cambio climático. Este está afectando las plantas en los ecosistemas naturales y agrícolas de todo el mundo, así como los patógenos. El resultado es un incremento de las epidemias [42, 49, 90], poniendo en peligro la seguridad alimentaria [7, 41] y la provisión de servicios ecosistémicos [22].

Se han desarrollado modelos epidémicos basados en el clima para pronosticar las enfermedades y guiar las estrategias de control [195]. En la actualidad existe una oportunidad de utilizar estos modelos y los pronósticos más recientes de cambio climático para predecir los efectos de los escenarios de cambio climático en la distribución y la gravedad de las epidemias. En el caso particular de roya anaranjada del café, se ha hecho mucho hincapié en estudiar los efectos del cambio climático sobre la duración del periodo de latencia, la cual determina la velocidad de repetición del ciclo de la enfermedad, y los niveles finales de la epidemia [45, 84]. Con esta premisa Ghini *et al.* [84] elaboraron mapas de distribución futura de la roya anaranjada del cafeto en Brasil, con base a los escenarios de cambio climático A2 y B1 del IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). Para esto, utilizaron la ecuación propuesta por de Moraes [65] que explica el periodo de latencia en función de las temperaturas mínimas y máximas diarias observadas durante ese periodo (Cuadro 4). Los mapas obtenidos en el escenario A2 mostraron una tendencia hacia una reducción de la duración del periodo de latencia de la enfermedad, y, por lo tanto, hacia un incremento de la gravedad de la enfermedad. Se observó igualmente una reducción del periodo de latencia en el escenario B1, aunque más pequeña. En realidad, el cultivo del café también estará afectado por el cambio climático. Según Alves *et al.* [6], el cultivo del café en Brasil migrará fuertemente hacia el sur al horizonte del 2080, abandonando las zonas más propicias para la roya anaranjada.

Los modelos climáticos predicen que la temperatura media anual en Mesoamérica se elevará de 2.0 a 2.5°C. Honduras, México y Nicaragua probablemente experimentarán el mayor incremento. Las temperaturas ambientales más altas acelerarán la maduración de los granos de café, lo que degradará la calidad de la bebida. Asimismo, los modelos predicen menores precipitaciones anuales en la mayor parte de Mesoamérica. Honduras y Nicaragua experimentarán los cambios más drásticos con una disminución del orden de 5 a 10%. El suministro reducido de agua podría limitar el cultivo de café y algunos métodos de procesamiento. Las áreas actualmente en producción de Arábica posiblemente serán reemplazadas paulatinamente por pastizales y cultivos alimentarios [110]. En la Sierra Madre de Chiapas, las proyecciones indican que habrá un aumento de temperatura promedio en la zona cafetalera de 2.1 a 2.2°C en un lapso de 30 años. Por otro lado se espera, en términos aproximados, una reducción de 80 a 85 mm en promedio en las precipitaciones [177]. De cumplirse estos escenarios, las aéreas óptimas actuales para el cultivo del café sufrirían cambios importantes en las zonas inferiores a los 1 700 m de altitud. La Sierra Madre de Chiapas que cuenta hoy día con 265 400 ha de áreas óptimas para café Arábica podría pasar a tener solamente 60 500 ha [177].

Las condiciones climáticas del año 2012-2013 se asemejan a las condiciones esperadas en el marco del cambio climático. Por lo tanto, lo observado en 2012-2013 podría reflejar anticipadamente lo que pasará en el futuro. Las condiciones climáticas en el futuro serán muy complicadas para el cultivo del café, por reducción de calidad y problemas productivos relacionados con la fisiología del cafeto. Pero, las plagas y enfermedades, especialmente la roya anaranjada y la broca [99], por los cambios de incidencia bruscos que podrían presentar, serán determinantes en la desaparición del cultivo en las áreas más bajas.

A menos que se hagan esfuerzos adicionales para fortalecer la capacidad de adaptación de hoy, es probable que haya grandes pérdidas económicas en toda la cadena de suministro del café, así como la desaparición de servicios ecosistémicos [110].

9. Conclusiones y perspectivas

En 1999, se constataba que, en Centroamérica, la roya anaranjada no era un tema tan movilizador como lo había sido a los inicios de los 1980, posiblemente porque el problema parecía resuelto, o en todo caso poco preocupante [14]. Sin embargo, también se constataba que, a pesar de los conocimientos acumulados, habían ocurrido epidemias graves, haciendo alusión a las epidemias de Costa Rica del 1989-1990, y de Nicaragua del 1995-1996. Se invocaban posibles razones: exceso de confianza y/o falta de conocimiento de los productores, descuido de las fincas por limitaciones económicas, falta de adopción de recomendaciones de control, escasa renovación de materiales susceptibles por variedades resistentes, falta de investigaciones, e incluso cambio climático [14]. Muchas de estas razones parecieran aplicarse también a la epidemia del 2012-2013.

Al igual que las epidemias pasadas, la epidemia del 2012-2013 es un revelador de las consistentes debilidades de la región en una serie de aspectos como la investigación, la generación de tecnología, la transferencia, la adopción, la capacitación. Es también un revelador de la fragilidad socioeconómica del sector café. La crisis de la roya anaranjada ha puesto en

riesgo la sobrevivencia de cientos de miles de familias de la región, de trabajadores agrícolas y pequeños productores especialmente. Pocas veces, una epifitía ha tenido impactos tan fuertes. Hay que remontar mucho tiempo atrás para encontrar epifitias desastrosas. La última epifitía de grave impacto en el mundo, podría ser la epifitía de la helmintosporiosis del arroz (*Helminthosporium oryzae* = *Cochliobolus miyabeanus*) en Bengala que causó la muerte por hambruna de dos millones de personas en 1942 [150].

La crisis de la roya anaranjada puede ser una oportunidad para corregir estas debilidades y prepararse mejor, antes de enfrentar los enormes desafíos del cambio climático. La problemática de la roya anaranjada del café ha obligado la región centroamericana, a través de PROMECAFE, a lanzar un programa integrado de combate de la enfermedad y recuperación de la capacidad productiva, que va más allá de la resolución de la crisis causada por esta enfermedad. Las principales medidas del programa incluyen la producción y distribución de los materiales resistentes a la roya anaranjada actualmente existentes, el apoyo a la renovación de cafetales, el lanzamiento de un nuevo programa regional de mejoramiento genético, y el establecimiento de un sistema de alerta temprana de plagas y enfermedades. También se acordó promover la investigación, mejorar las capacidades del sector cafetalero y fortalecer los servicios de extensión. Las insuficiencias de la transferencia de tecnología obliga a replantearse las metodologías y a establecer un programa de acompañamiento y asesoría técnica renovada en apoyo de las y los productores para el mejoramiento de sus fincas.

Ante la situación de la roya anaranjada, otro aspecto clave, que servirá en el futuro, ha sido el fortalecimiento de los vínculos entre los diferentes actores de la cadena productiva y de comercialización, así como el desarrollo de nexos colaborativos con organismos técnicos y de investigación nacionales e internacionales. Sin embargo, es necesario ir más allá todavía, reforzando los lazos entre los mismos productores, favoreciendo la emergencia de organizaciones, que permitan hacerlos más fuertes frente a los desafíos del mañana y que faciliten la transferencia de tecnología. También se requieren acciones en el ámbito gubernamental, en el orden normativo, tecnológico, financiero y fiscal, que permitan el mejoramiento de las áreas productivas y la capitalización de los pequeños productores cafetaleros.

La crisis de la roya anaranjada 2012-2013 es solo un aviso que la región, afortunadamente, ha tomado en serio.

BIBLIOGRAFIA

1. Aguilar Vargas, R., 03/04/1990. *La roya del café amenaza de nuevo*, in: *La Nación*: San José. p. 2C.
2. Aime, M.C., 2006. *Toward resolving family-level relationships in rust fungi (Uredinales)*. *Mycoscience*. **47**(3): 112-122.
3. Alfonsi, R.R., Ortolani, A.A., Pinto, H.S., Pedro Jr, M.J., y Brunini, O., 1974. *Associação entre nível de infecção da ferrugem do cafeeiro, variáveis climáticas e área foliar, observadas em Coffea arabica L.*, in: *Congresso brasileiro sobre pesquisas cafeeiras*, IBC. p. 80-83.
4. Altieri, M.A., 1999. *The ecological role of biodiversity in agroecosystems*. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. **74**(1-3): 19-31.
5. Alvarado-Alvarado, G. y Moreno Ruiz, L.G., 2005. *Cambio de la virulencia de Hemileia vastatrix*

- en progenies de Caturra x Híbrido de Timor. *Cenicafé*. **56**(2): 110-126.
6. Alves, M.d.C., de Carvalho, L.G., Pozza, E.A., Sanches, L., y Maia, J.C.d.S., 2011. *Ecological zoning of soybean rust, coffee rust and banana black sigatoka based on Brazilian climate changes*. *Procedia Environmental Sciences*. **6**: 35-49.
 7. Anderson, P.K., Cunningham, A.A., Patel, N.G., Morales, F.J., Epstein, P.R., y Daszak, P., 2004. *Emerging infectious diseases of plants: pathogen pollution, climate change and agrotechnology drivers*. *Trends in Ecology & Evolution*. **19**(10): 535-544.
 8. Andow, D.A., 1991. *Vegetational diversity and arthropod population response*. *Annual Review of Entomology*. **36**: 561-586.
 9. Avelino, J., Muller, R.A., Cilas, C., y Velasco Pascual, H., 1991. *Development and behavior of coffee orange rust (Hemileia vastatrix Berk. and Br.) in plantations undergoing modernization, planted with dwarf varieties in South-East Mexico*. *Café Cacao Thé*. **35**(1): 21-37.
 10. Avelino, J., Toledo, J.C., y Medina, B., 1993. *Développement de la rouille orangée (Hemileia vastatrix) dans une plantation du sud ouest du Guatemala et évaluation des dégâts qu'elle provoque*, in: *Quinzième colloque scientifique international sur le café*, ASIC: Montpellier, France. p. 293-302.
 11. Avelino, J., Toledo, J.C., y Medina, B., 1995. *Evaluación de épocas y número de aplicaciones de óxido de cobre para el control de la roya anaranjada del caféto (Hemileia vastatrix) en una finca del suroeste de Guatemala*, in: *XVI Simposio sobre caficultura latinoamericana*, IICA-PROMECAFE: Managua, Nicaragua.
 12. Avelino, J., 1996. *Informe de viaje a Nicaragua (26/03/96-30/03/96)*: IICA. 6 p.
 13. Avelino, J., 1999. *Contribution à la gestion du pathosystème Hemileia vastatrix et Coffea arabica au Honduras : influence des principaux facteurs physiques, phytotechniques et biologiques*, Université de Paris-Sud: Orsay. 127 p.
 14. Avelino, J., Muller, R.A., Eskes, A., Santacreo, R., y Holguin, F., 1999. *La roya anaranjada del caféto: mito y realidad*, in: *Desafíos de la caficultura en Centroamerica*, B. Bertrand y B. Rapidel, Editores, IICA: San Jose. p. 194-241.
 15. Avelino, J., Willocquet, L., y Savary, S., 2004. *Effects of crop management patterns on coffee rust epidemics*. *Plant Pathology*. **53**(5): 541-547.
 16. Avelino, J., Zelaya, H., Merlo, A., Pineda, A., Ordonez, M., y Savary, S., 2006. *The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations*. *Ecological Modelling*. **197**(3-4): 431-447.
 17. Avelino, J., Ten Hoopen, G.M., y DeClerck, F.A.J., 2011. *Ecological mechanisms for pest and disease control in coffee and cacao agroecosystems of the Neotropics*, in: *Ecosystem Services from Agriculture and Agroforestry Measurement and Payment*, B. Rapidel, F.A.J. DeClerck, J.-F. Le Coq, y J. Beer, Editores, Earthscan. p. 91-117.
 18. Avelino, J., Romero-Gurdián, A., Cruz-Cuellar, H.F., y Declerck, F.A.J., 2012. *Landscape context and scale differentially impact coffee leaf rust, coffee berry borer, and coffee root-knot nematodes*. *Ecological Applications*. **22**(2): 584-596.
 19. Bartlett, D.W., Clough, J.M., Godwin, J.R., Hall, A.A., Hamer, M., y Parr-Dobrzanski, B., 2002. *The strobilurin fungicides*. *Pest Management Science*. **58**(7): 649-662.
 20. Becker, S., 1977. *Diurnal periodicity in spore dispersal of Hemileia vastatrix in relation to weather factors* *Zeitschrift fur Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* **84**(10): 577-591.
 21. Becker, S. y Kranz, J., 1977. *Comparative studies on the dispersal of Hemileia vastatrix in Kenya*. *Zeitschrift fuer Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*. **84**(9): 526-539.
 22. Bergot, M., Cloppet, E., Perarnaud, V., Deque, M., Marçais, B., y Desprez-Loustau, M.L., 2004. *Simulation of potential range expansion of oak disease caused by Phytophthora cinnamomi under climate change*. *Global Change Biology*. **10**(9): 1539-1552.
 23. Bettencourt, A.J. y Noronha-Wagner, M., 1971. *Genetic factors conditioning resistance of Coffea arabica L. to Hemileia vastatrix Berk. & Br.* *Agronomia Lusitana*. **31**: 285-292.

24. Bianchi, F., Booij, C.J.H., y Tschamtk, T., 2006. *Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control*. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences. **273**(1595): 1715-1727.
25. Bigirimana, J., Njoroge, K., Gahakwa, D., y Phiri, N.A., 2012. *Incidence and severity of coffee leaf rust and other coffee pests and diseases in Rwanda*. African Journal of Agricultural Research. **7**(26): 3847-3852.
26. Bock, K.R., 1962. *Seasonal periodicity of coffee leaf rust and factors affecting the severity of outbreaks in Kenya Colony*. Transactions of the British Mycological Society. **45**(3): 289-300.
27. Bock, K.R., 1962. *Dispersal of uredospores of Hemileia vastatrix under field conditions*. Transactions of the British Mycological Society. **45**(1): 63-74.
28. Bonilla, C.A., Rivera, J.M., y Oseguera, S.H., 1984. *Evaluación de diferentes programas de aspersión para el control químico de la roya del café*, in: VII Simposio sobre Caficultura Latinoamericana, IICA: San José, Costa Rica. p. 10-16.
29. Bonilla, C.A. y Tronconi, N., 1985. *Evaluación de tres dosis y tres fungicidas cúpricos en el control químico de la roya del café en Santa Bárbara*, in: 2 Reunión Regional del PROMECAFE sobre el Control de la Roya del Café, IICA: Tegucigalpa, Honduras. p. 63-74.
30. Bonilla, J.C., 1982. *Evaluación de la eficiencia de fungicidas en el combate de la roya del café (Hemileia vastatrix Berk. & Br.)*, in: Resúmenes de Investigación sobre el Problema de la Roya del Café (Hemileia vastatrix Berk. & Br.), ISIAP: San Salvador, El Salvador. p. 65-69.
31. Bonilla, J.C. y Cerón, F.A., 1985. *Evaluación de campo de tres formulaciones de cobre 50% cobre metálico contra la roya del café (Hemileia vastatrix Berk. & Br.) en El Salvador*, in: 2 Reunión Regional del PROMECAFE sobre el Control de la Roya del Café, IICA: Tegucigalpa, Honduras. p. 174-185.
32. Bonilla, J.C., 1987. *Dosis y modalidades de aspersión de fungicidas sistémicos y oxícloruro de cobre 50% Cu.M. en el control de la roya del café (Hemileia vastatrix Berk. & Br.)*, in: 3 Reunión Regional del PROMECAFE sobre el Control de la Roya del Café, IICA: Boquete, Panamá. p. 106-123.
33. Bowden, J., Gregory, P.H., y Johnson, C.G., 1971. *Possible wind transport of coffee leaf rust across the Atlantic ocean*. Nature. **229**: 500-501.
34. Brown, J.S., Kenny, M.K., Whan, J.H., y Merriman, P.R., 1995. *The effect of temperature on the development of epidemics of coffee leaf rust in Papua New Guinea*. Crop Protection. **14**(8): 671-676.
35. Brown, J.S., Whan, J.H., Kenny, M.K., y Merriman, P.R., 1995. *The effect of coffee leaf rust on foliation and yield of coffee in Papua New Guinea*. Crop Protection. **14**(7): 589-592.
36. Burdon, J.J. y Chilvers, G.A., 1982. *Host density as a factor in plant disease ecology*. Annual Review of Phytopathology. **20**: 143-166.
37. Cabral, P.G.C., Zambolim, E.M., Zambolim, L., Lelis, T.P., Capucho, A.S., y Caixeta, E.T., 2009. *Identification of a new race of Hemileia vastatrix in Brazil*. Australasian Plant Disease Notes. **4**(1): 129-130.
38. Cadena-Gómez, G. y Buritica-Céspedes, P., 1980. *Expresión de resistencia horizontal a la roya (Hemileia vastatrix Berk. & Br.) en Coffea canephora variedad Conilón*. Cenicafé. **31**(1): 3-27.
39. Carrion, G. y Rico-Gray, V., 2002. *Mycoparasites on the coffee rust in Mexico*. Fungal Diversity. **11**: 49-60.
40. Carvalho, C.R., Fernandes, R.C., Carvalho, G.M.A., Barreto, R.W., y Evans, H.C., 2011. *Cryptosexuality and the Genetic Diversity Paradox in Coffee Rust, Hemileia vastatrix*. PLoS One. **6**(11): e26387.
41. Chakraborty, S., Tiedemann, A.V., y Teng, P.S., 2000. *Climate change: potential impact on plant diseases*. Environmental Pollution. **108**(3): 317-326.
42. Chakraborty, S., 2005. *Potential impact of climate change on plant-pathogen interactions*. Australasian Plant Pathology. **34**(4): 443-448.

43. Chalfoun, S.M., Da Silva, C.M., Pereira, A.A., y Paiva, F.A., 1979. *Relação entre diferentes índices de infecção de ferrugem (Hemileia vastatrix Berk. & Br.) e produção de cafeeiros (Coffea arabica L.) em algumas localidades de Minas Gerais*, in: 6 Congresso brasileiro de pesquisas cafeeiras, IBC: Riberao Preto, Brasil. p. 392-394.
44. Chalfoun, S.M. y de Carvalho, V.D., 1987. *Efeito da produção e da composição química de folhas de cafeeiros sobre a intensidade de ataque de ferrugem (Hemileia vastatrix Berk & Br.)*, in: 14º Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, 1º Congresso Latinoamericano de Tecnologia Cafeeira, Ministerio da Indústria e do Comercio, Instituto Brasileiro do Café: Campinas. p. 121-122.
45. Chalfoun, S.M., Carvalho, V.L.d., y Pereira, M.C., 2001. *Efeito de alterações climáticas sobre o progresso da ferrugem (Hemileia vastatrix Berk. & Br.) do cafeeiro (Coffea arabica L.)*. Ciência e Agrotecnologia. **25**(5): 1248-1252.
46. Charbonnier, F., le Maire, G., Dreyer, E., Casanoves, F., Christina, M., Dauzat, J., Eitel, J.U.H., Vaast, P., Vierling, L.A., y Roupsard, O., 2013. *Competition for light in heterogeneous canopies: Application of MAESTRA to a coffee (Coffea arabica L.) agroforestry system*. Agricultural and Forest Meteorology. **181**(0): 152-169.
47. Chaves, G.M., 1976. *Melhoramento do cafeeiro visando à obtenção de cultivares resistentes à Hemileia vastatrix Berk. et Br.* Revista Ceres. **23**(128): 321-332.
48. Cheatham, M.R., Rouse, M.N., Esker, P.D., Ignacio, S., Pradel, W., Raymundo, R., Sparks, A.H., Forbes, G.A., Gordon, T.R., y Garrett, K.A., 2009. *Beyond Yield: Plant Disease in the Context of Ecosystem Services*. Phytopathology. **99**(11): 1228-1236.
49. Coakley, S.M., Scherm, H., y Chakraborty, S., 1999. *Climate change and plant disease management*. Annual Review of Phytopathology. **37**: 399-426.
50. Comisión México-Guatemala para la prevención y control de la roya del cafeto, 1987. *Resultados epidemiológicos de la Comisión Roya durante cuatro años de estudio en Guatemala*, in: 3 Reunión Regional del PROMECAFE sobre el Control de la Roya del Cafeto, IICA: Boquete, Panamá. p. 16-30.
51. Condeso, T.E. y Meentemeyer, R.K., 2007. *Effects of landscape heterogeneity on the emerging forest disease sudden oak death*. Journal of Ecology. **95**(2): 364-375.
52. Costa, M.J.N., Zambolim, L., y Rodrigues, F.A., 2006. *Effect of levels of coffee berry removals on the incidence of rust and on the level of nutrients, carbohydrates and reductor sugar*. Fitopatologia Brasileira. **31**(6): 564-571.
53. Coutinho, T.A., Rijkenberg, F.H.J., y Vanasch, M.A.J., 1994. *The effect of leaf age on infection of Coffea genotypes by Hemileia vastatrix*. Plant Pathology. **43**(1): 97-103.
54. Coutinho, T.A., Rijkenberg, F.H.J., y Vanasch, M.A.J., 1995. *Teliospores of Hemileia vastatrix*. Mycological Research. **99**: 932-934.
55. Cressey, D., 2013. *Coffee rust regains foothold. Researchers marshal technology in bid to thwart fungal outbreak in Central America*. Nature. **493**: 587.
56. Cristancho, M.A., Rozo, Y., Escobar, C., Rivillas, C.A., y Gaitán, A.L., 2012. *Outbreak of coffee leaf rust (Hemileia vastatrix) in Colombia*. New Disease Reports. **25**(19): doi:10.5197/j.2044-0588.2012.025.019.
57. Cruz Filho, J.D. y Chaves, G.M., 1973. *Controle da ferrugem (Hemileia vastatrix Berk. et Br.) do cafeeiro (Coffea arabica L.) por medio de fungicidas protetores*, in: 1 Congresso brasileiro sobre pragas e doenças do cafeeiro, IBC: Vitoria, Espirito Santo, Brasil. p. 76-77.
58. DaMatta, F.M., 2004. *Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review*. Field Crops Research. **86**(2-3): 99-114.
59. Dangel, J.L. y Jones, J.D.G., 2001. *Plant pathogens and integrated defence responses to infection*. Nature. **411**(6839): 826-833.
60. Davis, A.P., Tosh, J., Ruch, N., y Fay, M.F., 2011. *Growing coffee: Psilanthus (Rubiaceae) subsumed on the basis of molecular and morphological data; implications for the size, morphology,*

- distribution and evolutionary history of Coffea*. Botanical Journal of the Linnean Society. **167**(4): 357-377.
61. de Carvalho, V.L., Chalfoun de Souza, S.M., de Carvalho, V.D., y de Castro, H.A., 1993. *Efeito dos níveis de carga pendente e estágio de desenvolvimento dos frutos sobre a evolução e intensidade de ataque de Hemileia vastatrix Berk & Br., agente da ferrugem do cafeeiro*. Ciência e Prática Lavras. **17**(4): 351-356.
 62. de Carvalho, V.L., Chalfoun, S.M., de Castro, H.A., y de Carvalho, V.D., 1996. *Influence of yield on coffee tree leaves rust*. Pesquisa Agropecuária Brasileira. **31**(6): 401-405.
 63. de Carvalho, V.L., Chalfoun, S.M., de Castro, H.A., y de Carvalho, V.D., 2001. *Influence of different yield levels on coffee rust evolution and on phenolic compounds on leaves*. Ciencia e Agrotecnologia. **25**(1): 49-54.
 64. de Jong, E., Eskes, A., Hoogstraten, J., y Zadoks, J., 1987. *Temperature requirements for germination, germ tube growth and appressorium formation of urediospores of Hemileia vastatrix*. European Journal of Plant Pathology. **93**(2): 61-71.
 65. de Moraes, S.A., Sugimori, M.H., Ribeiro, I.J.A., Ortolani, A.A., y Pedro Jr, M.J., 1976. *Incubation period of Hemileia vastatrix B. et Br. in three regions of Sao Paulo State*. Summa Phytopathologica. **2**(1): 32-38.
 66. Dordas, C., 2008. *Role of nutrients in controlling plant diseases in sustainable agriculture. A review*. Agronomy for Sustainable Development. **28**(1): 33-46.
 67. Echeverri, J.H., 1988. *Desarrollo y reproducción de variedades con resistencia a la roya del cafeto*, in: *PROMECAFE diez años de labores 1978-1988*, IICA: Costa Rica. p. 85-113.
 68. Eskes, A., 1982. *The effect of light intensity on incomplete resistance of coffee to Hemileia vastatrix*. Netherlands Journal of Plant Pathology. **88**(5): 191-202.
 69. Eskes, A.B. y Souza, E.Z., 1981. *Ataque da ferrugem em ramos come sem produção, de plantas do cultivar catuai*, in: *9º Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras*, IBC: Sao Lourenzo, Minas Gerais, Brasil. p. 186-188.
 70. Eskes, A.B., 1982. *The use of leaf disk inoculations in assessing resistance to coffee leaf rust (Hemileia vastatrix)*. Netherlands Journal of Plant Pathology. **88**(4): 127-141.
 71. Eskes, A.B. y Toma-Braghini, M., 1982. *The effect of leaf age on incomplete resistance of coffee to Hemileia vastatrix*. Netherlands Journal of Plant Pathology. **88**(6): 219-230.
 72. Eskes, A.B., 1983. *Incomplete resistance to coffee leaf rust (Hemileia vastatrix)*, Agricultural University of Wageningen: Netherlands. 140 p.
 73. Eskes, A.B., 1989. *Resistance*, in: *Coffee rust: epidemiology, resistance and management*, A.C. Kushalappa y A.B. Eskes, Editores, CRC Press: Florida. p. 171-291.
 74. Eskes, A.B., Hoogstraten, J.G.J., y Levy, F.A., 1990. *Segregación para la resistencia completa e incompleta a Hemileia vastatrix en Icatu y en algunos derivados del híbrido de Timor; consecuencias para el mejoramiento genético*, in: *13ème Colloque Scientifique International sur le Café*, ASIC: Paipa, Colombie. p. 666-673.
 75. Fauteux, F., Remus-Borel, W., Menzies, J.G., y Belanger, R.R., 2005. *Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi*. Fems Microbiology Letters. **249**(1): 1-6.
 76. Fernandes, R.d.C., Evans, H.C., y Barreto, R.W., 2009. *Confirmation of the occurrence of teliospores of Hemileia vastatrix in Brazil with observations on their mode of germination*. Tropical Plant Pathology. **34**(2): 108-113.
 77. Ferrandino, F.J., 2008. *Effect of crop growth and canopy filtration on the dynamics of plant disease epidemics spread by aerially dispersed spores*. Phytopathology. **98**(5): 492-503.
 78. Figueiredo, M.B. y Passador, M.M., 2008. *Morphology, function of sori and variations of the life cycle of rusts*. Arquivos do Instituto Biológico. **75**(1): 117-134.
 79. Flor, H.H., 1971. *Current status of the gene-for-gene concept*. Annual Review of Phytopathology. **9**: 275-296.

80. Fonseca, S.E., 1979. *Resistencia nao especifica em cultivares de Coffea arabica L. e progenies de Catimor a raças de Hemileia vastatrix Berk. & Br.*, UF Viçosa: Brasil. 42 p.
81. Gálvez, G.C., Flores, M.J., y Portillo, D., 1980. *Determinación de razas fisiológicas de roya del caféto (Hemileia vastatrix Berk. & Br.) en El Salvador*. Boletín Técnico. Vol. 4, San Salvador, El Salvador: Instituto Salvadoreño de Investigaciones del Café. 10 p.
82. Garçon, C.L.P., Zambolim, L., Vale, F.X.R.d., Costa, H., y Silva, M.B., 2000. *Progresso da ferrugem (Hemileia vastatrix Berk. & Br.) do cafeeiro (Coffea arábica L.) em diferentes altitudes*, in: *Simpósio de Pesquisa dos Cafés do Brasil*, EMBRAPA: Poços de Caldas, Minas Gerais. p. 237-240.
83. GB Cummins y Y Hiratsuka, 2003. *Illustrated genera of rust fungi, 3rd edn.*, St. Paul, MN: American Phytopathological Society.
84. Ghini, R., Hamada, E., Pedro Júnior, M.J., y Gonçalves, R.R.V., 2011. *Incubation period of Hemileia vastatrix in coffee plants in Brazil simulated under climate change*. Summa Phytopathologica. **37**(2): 85-93.
85. Gichuru, E.K., Ithiru, J.M., Silva, M.C., Pereira, A.P., y Varzea, V.M.P., 2012. *Additional physiological races of coffee leaf rust (Hemileia vastatrix) identified in Kenya*. Tropical Plant Pathology. **37**: 424-427.
86. Gil Fagioli, S.L., Berry, D., y Bieysse, D., 1990. *Research on incomplete resistance to Hemileia vastatrix Berk et Br. in a group of genotypes of Coffea arabica L. from Ethiopia*. Café Cacao Thé. **34**(2): 105-144.
87. Gil, S.L., 1982. *Determinación de la dosis óptima de oxiclورو de cobre 50% C.M. y óxido cuproso 50% C.M. para el combate de la roya del caféto*, in: *V Simposio Latinoamericano sobre Caficultura*, IICA: San Salvador, El Salvador. p. 200-216.
88. Gil, S.L. y Bautista Pérez, F., 1982. *Evaluación de épocas y frecuencias de aplicación de oxiclورو de cobre 50% y su persistencia activa en el área foliar para el combate de la roya del caféto*, in: *V Simposio Latinoamericano sobre Caficultura*, IICA: San Salvador, El Salvador. p. 81-103.
89. Gouveia, M.M.C., Ribeiro, A., Varzea, V.M.P., y Rodrigues, C.J., 2005. *Genetic diversity in Hemileia vastatrix based on RAPD markers*. Mycologia. **97**(2): 396-404.
90. Grulke, N.E., 2011. *The nexus of host and pathogen phenology: understanding the disease triangle with climate change*. New Phytologist. **189**(1): 8-11.
91. Gutiérrez Jiménez, M. y Carreón Zúñiga, M.A., 1982. *Ante la roya del caféto*. Folleto técnico. Vol. 79, México: Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. 45 p.
92. Guzman, O. y Gomez, L., 1987. *Permanence of free water on coffee leaves*. Experimental Agriculture. **23**(2): 213-220.
93. Holdenrieder, O., Pautasso, M., Weisberg, P.J., y Lonsdale, D., 2004. *Tree diseases and landscape processes: the challenge of landscape pathology*. Trends in Ecology & Evolution. **19**(8): 446-452.
94. Holguín, F., 1985. *Epidemiología de la roya del caféto bajo diferentes condiciones ecológicas*, in: *2 Reunión Regional del PROMECAFE sobre el Control de la Roya del Caféto*, IICA: Tegucigalpa, Honduras. p. 150-158.
95. Holguín, F., 1987. *Estudios epidemiológicos de la roya del caféto en México*, in: *X Simposio Latinoamericano sobre Caficultura*, IICA: Tapachula, Chiapas, México. p. 32-39.
96. Holguín, F., 1993. *Contribution à la recherche d'une résistance durable du caféier (Coffea spp.) à la rouille orangée Hemileia vastatrix Berk. et Br., Etude de la variabilité génétique du pathogène*, USTL: Montpellier, France. 172 p.
97. Hoogstraten, J.G.J., Toma-Braghini, M., y Eskes, A.B., 1983. *Influencia da umidade do solo e umidade relativa do ar sobre a resistencia do cafeeiro a Hemileia vastatrix*, in: *10º Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras*, IBC/GERCA: Poços de Caldas, Minas Gerais, Brasil. p. 110-111.
98. Jackson, D., Skillman, J., y Vandermeer, J., 2012. *Indirect biological control of the coffee leaf rust, Hemileia vastatrix, by the entomogenous fungus Lecanicillium lecanii in a complex coffee agroecosystem*. Biological Control. **61**(1): 89-97.

99. Jaramillo, J., Muchugu, E., Vega, F.E., Davis, A., Borgemeister, C., y Chabi-Olaye, A., 2011. *Some Like It Hot: The Influence and Implications of Climate Change on Coffee Berry Borer (Hypothenemus hampei) and Coffee Production in East Africa*. PLoS One. **6**(9): e24528.
100. Kang, W.S., Hong, S.S., Han, Y.K., Kim, K.R., Kim, S.G., y Park, E.W., 2010. *A Web-based Information System for Plant Disease Forecast Based on Weather Data at High Spatial Resolution*. Plant Pathology Journal. **26**(1): 37-48.
101. Kranz, J. y Royle, D.J., 1978. *Perspectives in mathematical modelling of plant disease epidemics*, in: *Plant Disease Epidemiology*, P.R. Scott y A. Bainbridge, Editores, Blackwell Scientific Publications: Oxford, London, Edinburgh, Melbourne. p. 111-120.
102. Kushalappa, A.C. y Chaves, G.M., 1980. *An analysis of the development of coffee rust in the field*. Fitopatologia Brasileira. **5**(1): 95-103.
103. Kushalappa, A.C. y Martins, C.P., 1980. *Incubation and generation periods for Hemileia vastatrix on coffee in Viçosa, Minas Gerais*. Fitopatologia Brasileira. **5**(2): 177-183.
104. Kushalappa, A.C., 1981. *Linear models applied to variation in the rate of coffee rust development*. Journal of Phytopathology. **101**(1): 22-30.
105. Kushalappa, A.C., Akutsu, M., y Ludwig, A., 1983. *Application of survival ratio for monocyclic process of Hemileia vastatrix in predicting coffee rust infection rates*. Phytopathology. **73**(1): 96-103.
106. Kushalappa, A.C., Akutsu, M., Oseguera, S.H., Chaves, G.M., Melles, C.A., Miranda, J.M., y Bartolo, G.F., 1984. *Equations for predicting the rate of coffee rust development based on net survival ratio for macrocyclic process of Hemileia vastatrix*. Fitopatologia Brasileira. **9**: 255-271.
107. Kushalappa, A.C., Hernández, T.A., y Lemos, H.G., 1986. *Evaluation of simple and complex coffee rust forecasts to time fungicide application*. Fitopatologia Brasileira. **11**: 515-526.
108. Kushalappa, A.C., 1989. *Biology and epidemiology*, in: *Coffee rust: epidemiology, resistance and management*, A.C. Kushalappa y A.B. Eskes, Editores, CRC Press: Florida. p. 16-80.
109. Kushalappa, A.C. y Eskes, A.B., 1989. *Advances in coffee rust research*. Annual Review of Phytopathology. **27**: 503-531.
110. Läderach, P., Hagggar, J., Lau, C., Eitzinger, A., Ovalle, O., Baca, M., Jarvis, A., y Lundy, M., 2013. *Mesoamerican Coffee: Building a Climate Change Adaptation Strategy*, in: *CIAT Policy Brief No. 2*, Centro Internacional de Agricultura Tropical: Cali, Colombia.
111. Lamouroux, N., Pellegrin, F., Nandris, D., y Kohler, F., 1995. *The Coffea arabica fungal pathosystem in New Caledonia - Interaction at 2 different spatial scales*. Journal of Phytopathology-Phytopathologische Zeitschrift. **143**(7): 403-413.
112. Leguizamón, J., 1983. *Contribution à la connaissance de la résistance incomplète du caféier à Hemileia vastatrix Berk. et Br.*, ENSA: Montpellier, France. 184 p.
113. Leppik, E.E., 1970. *Genes centers of plants as sources of disease resistance*. Annual Review of Phytopathology. **8**(3514): 323-344.
114. Lopes, U.P., Zambolim, L., Souza Neto, P.N., Duarte, H.S.S., Ribeiro, J.I., Souza, A.F., y Rodrigues, F.A., 2013. *Silicon and Triadimenol for the Management of Coffee Leaf Rust*. Journal of Phytopathology: DOI: 10.1111/jph.12166.
115. Lopez-Bravo, D.F., Virginio-Filho, E.D.M., y Avelino, J., 2012. *Shade is conducive to coffee rust as compared to full sun exposure under standardized fruit load conditions*. Crop Protection. **38**: 21-29.
116. Mabbett, T., 1998. *Rust continues to corrode coffee yields*. International Pest Control. **40**(5): 170-171.
117. Magarey, R.D., Seem, R.C., Russo, J.M., Zack, J.W., Waight, K.T., Travis, J.W., y Oudemans, P.V., 2001. *Site-specific weather information without on-site sensors*. Plant Disease. **85**(12): 1216-1226.
118. Magarey, R.D., Fowler, G.A., Borchert, D.M., Sutton, T.B., y Colunga-Garcia, M., 2007. *NAPFAST: An internet system for the weather-based mapping of plant pathogens*. Plant Disease. **91**(4): 336-345.

119. Mahe, L., Varzea, V.M.P., Le Pierres, D., Combes, M.C., y Lashermes, P., 2007. *A new source of resistance against coffee leaf rust from New-Caledonian natural interspecific hybrids between Coffea arabica and Coffea canephora*. Plant Breeding. **126**(6): 638-641.
120. Malezieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., de Tourdonnet, S., y Valantin-Morison, M., 2009. *Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review*. Agronomy for Sustainable Development. **29**(1): 43-62.
121. Mansk, Z. y Matiello, J.B., 1984. *Efeito da producao, nível de desfolha e inóculo residual sobre a evolução da ferrugem do caféiro no estado do Espírito Santo*, in: *11 Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras*, IBC: Londrina, Brasil. p. 128-130.
122. Martinati, J.C., Harakava, R., Guzzo, S.D., y Tsai, S.M., 2008. *The potential use of a silicon source as a component of an ecological management of coffee plants*. Journal of Phytopathology. **156**(7-8): 458-463.
123. Mayne, W.W., 1930. *Seasonal periodicity of coffee leaf disease (Hemileia vastatrix B. & Br.)*. Bulletin. Vol. 4: Mysore Coffee Experimental Station. 16 p.
124. Mayne, W.W., 1932. *Physiological specialization of Hemileia vastatrix B. and Br.* Nature. **129**(3257): 510.
125. Mayne, W.W., Narasimhan, M.J., y Sreenivasan, K.H., 1933. *Spraying of coffee in South India*. Bulletin. Vol. 9: Mysore Coffee Experimental Station. 69 p.
126. Mayne, W.W., 1939. *A note on the origin of attacks of leaf disease (Hemileia vastatrix) in coffee estates*. Planters' Chronicle. **34**(14): 417.
127. McCain, J.W. y Hennen, J.F., 1984. *Development of the uredinal thallus and sorus in the orange coffee rust fungus, Hemileia vastatrix*. Phytopathology. **74**(6): 714-721.
128. McCook, S., 2006. *Global rust belt: Hemileia vastatrix and the ecological integration of world coffee production since 1850*. Journal of Global History(1): 177-195.
129. McCook, S., 2009. *La roya del Café en Costa Rica: epidemias, innovación y medio ambiente, 1950-1995*. Revista de Historia. **59-60**: 99-117.
130. McDonald, B.A. y Linde, C., 2002. *Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance*. Annual Review of Phytopathology: 349-379.
131. Meira, C.A.A., Rodrigues, L.H.A., y Moraes, S.A., 2008. *Analysis of coffee leaf rust epidemics with decision tree*. Tropical Plant Pathology. **33**(2): 114-124.
132. Meira, C.A.A., Rodrigues, L.H.A., y de Moraes, S.A., 2009. *Warning models for coffee rust control in growing areas with large fruit load*. Pesquisa Agropecuaria Brasileira. **44**(3): 233-242.
133. Moreno de Alas, G., 1985. *Evaluación de la influencia de las variables climáticas en el comportamiento epidemiológico de la roya del café en una zona climática de El Salvador*, in: *VIII Simposio Latinoamericano sobre Caficultura*, IICA: Granada, Nicaragua. p. 165-172.
134. Moreno de Alas, G., 1990. *Estudio de la epidemiología de la roya del café Hemileia vastatrix Berk. & Br. en cafetal ecológicamente clasificado como "bosque muy húmedo subtropical"*, in: *Taller Regional sobre Epidemiología, Control Químico de la Roya y Otras Enfermedades del Café*, IICA: Tegucigalpa, Honduras. p. 17-32.
135. Muller, R.A., 1971. *La rouille du caféier (Hemileia vastatrix) sur le continent américain*. Café Cacao Thé. **15**(1): 24-30.
136. Muller, R.A., 1975. *L'irrigation précoce, assurance pour une production régulière de haut niveau du caféier Arabica*. Café Cacao Thé. **19**(2): 95-122.
137. Muller, R.A., 1980. *Contribution à la connaissance de la phycomycocénose, Coffea arabica L., Colletotrichum coffeanum Noack sensu Hindorf, Hemileia vastatrix B. et Br., Hemileia coffeicola Maublanc et Roger*. Bulletin IFCC. Vol. 15: IFCC. 174 p.
138. Muller, R.A., 1984. *Quelques réflexions à propos de la sélection de variétés de caféiers résistantes à la rouille orangée (Hemileia vastatrix B. et Br.)*. Café Cacao Thé. **28**(1): 17-42.
139. Musumeci, M.R., Moraes, W.B.C., y Staples, R.C., 1974. *A self-inhibitor in uredospores of the*

- coffee rust fungus*. *Phytopathology*. **64**(1): 71-73.
140. Muthappa, B.N. y Bakre, S.G., 1976. *Efficacy of Bordeaux mixture of varying pH on coffee leaf rust control*. *Indian Coffee*. **XL**(10-11): 301-304.
 141. Muthappa, B.N., 1980. *Behaviour of Hemileia vastatrix during unfavourable weather*. *Journal of Coffee Research*. **10**(2): 31-35.
 142. Narayana, M.R., 2013. *Do coffee varieties and shade trees matter for management of leaf rust disease in India? Evidence for household farmers*. *Forests, Trees and Livelihoods*. **22**(4): 275-288.
 143. Neumann, S., Paveley, N.D., Beed, F.D., y Sylvester-Bradley, R., 2004. *Nitrogen per unit leaf area affects the upper asymptote of Puccinia striiformis f.sp tritici epidemics in winter wheat*. *Plant Pathology*. **53**(6): 725-732.
 144. Nutman, F.J., Roberts, F.M., y Bock, K.R., 1960. *Methods of uredospore dispersal of the coffee leaf rust fungus, Hemileia vastatrix*. *Transactions of the British Mycological Society*. **43**(3): 509-515.
 145. Nutman, F.J. y Roberts, F.M., 1962. *Coffee berry disease and leaf rust research*. *Kenya Coffee*. **27**: 273-279.
 146. Nutman, F.J., Roberts, F.M., y Clarke, R.T., 1963. *Studies on the biology of Hemileia vastatrix Berk. & Br.* *Transactions of the British Mycological Society*. **46**(1): 27-44.
 147. Oseguera, S.H., Bonilla, C.A., y Herrera, J.S., 1982. *Evaluación de diferentes dosis y frecuencias de aspersión de un fungicida cúprico en el control de la roya del café*, in: *V Simposio Latinoamericano sobre Caficultura*, IICA: San Salvador, El Salvador. p. 111-116.
 148. Oseguera, S.H., 1991. *Epidemiología de la roya del cafeto (Hemileia vastatrix) en dos zonas cafetaleras de Honduras, C.A.*: IICA. 59 p.
 149. Ownley, B.H., Gwinn, K.D., y Vega, F.E., 2010. *Endophytic fungal entomopathogens with activity against plant pathogens: ecology and evolution*. *Biocontrol*. **55**(1): 113-128.
 150. Padmanabhan, S.Y., 1973. *The Great Bengal Famine*. *Annual Review of Phytopathology*. **11**(1): 11-24.
 151. Paiva, B.R.T.L., de Souza, P.E., Scalco, M.S., y Alvarenga Santos, L., 2011. *Progress of rust in coffee plants in various densities of cultivation in irrigated planting after pruning*. *Ciencia e Agrotecnologia*. **35**(1): 137-143.
 152. Palma, M.R. y Oseguera, S.H., 1985. *Evaluación de programas de aspersión para el control de la roya del cafeto en Olancho*, in: *2 Reunión Regional del PROMECAFE sobre el Control de la Roya del Cafeto*: Tegucigalpa, Honduras. p. 20-45.
 153. Palma, M.R., Pineda, C.R., y Tronconi, N.M., 1990. *Determinación de dosis óptimas de tres formulaciones de cobre, en el control de la roya del café (Hemileia vastatrix Berk. y Br.) en el departamento de Olancho*, in: *Taller Regional sobre Epidemiología, Control Químico de la Roya y Otras Enfermedades del Café*, IICA: Tegucigalpa, Honduras. p. 77-97.
 154. Phiri, N.A., Hillocks, R.J., y Jeffries, P., 2001. *Incidence and severity of coffee diseases in smallholder plantations in northern Malawi*. *Crop Protection*. **20**(4): 325-332.
 155. Pinto, A.C.S., Pozza, E.A., Souza, P.E.D., Pozza, A.A.A., Talamini, V., Boldini, J.M., y Santos, F.S., 2002. *Descrição da epidemia da ferrugem do cafeeiro com redes neuronais*. *Fitopatologia Brasileira*. **27**: 517-524.
 156. Plantegenest, M., Le May, C., y Fabre, F., 2007. *Landscape epidemiology of plant diseases*. *Journal of the Royal Society Interface*. **4**(16): 963-972.
 157. Rajendren, R.B., 1967. *A new type of nuclear life cycle in Hemileia vastatrix*. *Mycologia*. **59**(2): 279-285.
 158. Ratnadass, A., Fernandes, P., Avelino, J., y Habib, R., 2012. *Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review*. *Agronomy for Sustainable Development*. **32**: 273-303.
 159. Rayner, R.W., 1961. *Spore liberation and dispersal of coffee rust Hemileia vastatrix Berk. et Br.* . *Nature*. **191**(4789): 725.

160. Rayner, R.W., 1961. *Germination and penetration studies on coffee rust (Hemileia vastatrix B. & Br.)*. Annals of Applied Biology. **49**(3): 497-505.
161. Rayner, R.W., 1962. *The control of coffee rust in Kenya by fungicides*. Annals of Applied Biology. **50**: 245-261.
162. Rayner, R.W., 1972. *Micología, Historia y Biología de la roya del café*. Publicación Miscelanea, Costa Rica: IICA-CATIE. 68 p.
163. Ribeiro, I.J.A., Monaco, L.C., Tisseli Filho, O.v., y Sugimori, M.H., 1978. *Efeito de alta temperatura no desenvolvimento de Hemileia vastatrix em cafeeiro suscetível*. Bragantia. **37**(2): 11-16.
164. Rivillas Osorio, C.A., Serna Giraldo, C.A., Cristancho Ardila, M.A., y Gaitan Bustamante, A.L., 2011. *La roya del café en Colombia - Impacto, manejo y costos del control*, Chinchiná, Caldas, Colombia: CENICAFE. 51 p.
165. Rodrigues JR, C.J., Bettencourt, A.J., y Rijo, L., 1975. *Races of the pathogen and resistance to coffee rust*. Annual Review of Phytopathology. **13**: 49-70.
166. Saccas, A.M. y Charpentier, J., 1971. *La rouille des caféiers due à Hemileia vastatrix*. Bulletin IFCC. Vol. 10, France: IFCC. 123 p.
167. Salgado, B.G., Macedo, R.L.G., Carvalho, V.L.d., Salgado, M., y Venturin, N., 2007. *Progress of rust and coffee plant cercosporiose mixed with grevillea, with ingazeiro and in the full sunshine in Lavras - MG*. Ciencia e Agrotecnologia. **31**(4): 1067-1074.
168. Salustiano, M.E., Pozza, E.A., Ferraz Filho, A.C., Botelho, A.O., y Alves, E., 2008. *Variability in ten populations of Hemileia vastatrix for germination and germinative tube length under four temperatures*. Ciencia e Agrotecnologia. **32**(5): 1651-1656.
169. Salustiano, M.E., Pozza, E.A., y Ferraz, A.C., 2009. *Differences in the intensity and pustule expansion of coffee rust for two Hemileia vastatrix accesses*. Ciencia e Agrotecnologia. **33**: 1837-1841.
170. Santacreo, R., Polanco, E., y Oseguera, S., 1983. *Periodo de incubación y generación de Hemileia vastatrix Berk. & Br. en tres zonas cafetaleras de Honduras, Centro América*, in: VI Simposio Latinoamericano sobre Caficultura, IICA: Panamá, Panamá. p. 109-127.
171. Santacreo, R., Reyes, E., y Oseguera, S., 1983. *Estudio del desarrollo de la roya del café Hemileia vastatrix Berk. & Br. y su relación con factores biológicos y climáticos en condiciones de campo en dos zonas cafetaleras de Honduras, C.A.*, in: VI Simposio Latinoamericano sobre Caficultura, IICA: Panamá, Panamá. p. 199-213.
172. Santacreo, R., Aguilar, C.A., y Rivera, J.M., 1985. *Evaluación de diferentes programas de aspersión para el control químico de la roya del café en La Paz*, in: 2 Reunión Regional del PROMECAFE sobre el Control de la Roya del Café, IICA: Tegucigalpa, Honduras. p. 1-19.
173. Santacreo, R., 1989. *Evaluación del nivel de resistencia horizontal a Hemileia vastatrix Berk. & Br. en germoplasma de Coffea arabica L. y Catimor*. Turrialba. **39**(3): 377-386.
174. Santacreo, R., Pineda, C., Suazo, G., y Zaldívar, R., 1995. *Síntesis de híbridos Catuai x Catimor buscando productividad, adaptabilidad y resistencia a la roya Hemileia vastatrix Berk. & Br.*, in: V Seminario Nacional de Investigación y Transferencia en Caficultura, IHCAFE: Tegucigalpa, Honduras. p. 254-268.
175. Santos, F.d.S., de Souza, P.E., Pozza, E.A., Miranda, J.C., Carvalho, E.A., Fernandes, L.H.M., y Pozza, A.A.A., 2008. *Organic fertilization, nutrition and the progress of brown eye spot and rust in coffee trees*. Pesquisa Agropecuaria Brasileira. **43**(7): 783-791.
176. Schroth, G., Krauss, U., Gasparotto, L., Aguilar, J.A.D., y Vohland, K., 2000. *Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics*. Agroforestry Systems. **50**(3): 199-241.
177. Schroth, G.t., Laderach, P., Dempewolf, J., Philpott, S., Haggard, J., Eakin, H., Castillejos, T., García Moreno, J., Soto Pinto, L., Hernández, R., Eitzinger, A., y Ramírez-Villegas, J., 2009. *Towards a climate change adaptation strategy for coffee communities and ecosystems in the Sierra Madre de*

- Chiapas, Mexico. Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change. **14**(7): 605-625.
178. Schuppener, H., Harr, J., Sequeira, F., y A., G., 1977. *First occurrence of the coffee leaf rust Hemileia vastatrix in Nicaragua, 1976, and its control*. Café Cacao Thé. **21**(3): 197-202.
 179. Sera, G.H., Sera, T., Ito, D.S., Azevedo, J.A.d., Mata, J.S.d., Doi, D.S., Ribeiro Filho, C., y Kanayama, F.S., 2007. *Resistance to leaf rust in coffee carrying SH3 gene and others SH genes*. Brazilian Archives of Biology and Technology. **50**(5): 753-757.
 180. Shaw, D.E., 1968. *Coffee rust outbreaks in Papua from 1892 to 1965 and the 1965 eradication campaign*. Department of Agriculture, Stock & Fisheries, Port Moresby, Research Bulletin, Plant Pathology Series. **2**: 20-52.
 181. Silva-Acuña, R., 1994. *Intensity of coffee leaf rust (Hemileia vastatrix Berk. and Br.) in coffee plants with different levels of controlled production in Venezuela*. Café Cacao Thé. **38**(1): 19-24.
 182. Silva, E.A., DaMatta, F.M., Ducatti, C., Regazzi, A.J., y Barros, R.S., 2004. *Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of Arabica coffee trees*. Field Crops Research. **89**(2-3): 349-357.
 183. Silva, M.d.C., Varzea, V., Guerra-Guimaraes, L., Azinheira, H.G., Fernandez, D., Petitot, A.S., Bertrand, B., Lashermes, P., y Nicole, M., 2006. *Coffee resistance to the main diseases: leaf rust and coffee berry disease*. Brazilian Journal of Plant Physiology. **18**(1): 119-147.
 184. Silva, M.L., Rijo, L., y Rodrigues Jr, C.J., 1985. *Differences in aggressiveness of two isolates of race III of Hemileia vastatrix on the cultivar Caturra of Coffea arabica*, in: *11th International Scientific Colloquium on Coffee*, ASIC: Lomé, Togo. p. 635-644.
 185. Soto-Pinto, L., Perfecto, I., y Caballero-Nieto, J., 2002. *Shade over coffee: its effects on berry borer, leaf rust and spontaneous herbs in Chiapas, Mexico*. Agroforestry Systems. **55**(1): 37-45.
 186. Staver, C., Guharay, F., Monterroso, D., y Muschler, R.G., 2001. *Designing pest-suppressive multi-strata perennial crop systems: shade-grown coffee in Central America*. Agroforestry Systems. **53**: 151-170.
 187. Strand, J.F., 2000. *Some agrometeorological aspects of pest and disease management for the 21st century*. Agricultural and Forest Meteorology. **103**(1-2): 73-82.
 188. Tarjot, M. y Lotodé, R., 1979. *Contribution à l'étude des rouilles orangée et farineuse du caféier au Cameroun*. Café Cacao Thé. **XXIII**(2): 103-118.
 189. Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R., y Polasky, S., 2002. *Agricultural sustainability and intensive production practices*. Nature. **418**(6898): 671-677.
 190. Toledo, J.C., Avelino, J., y Medina, B., 1995. *Evaluación de fungicidas para el control de la roya Hemileia vastatrix en el cultivo del café*, in: *XVI Simposio sobre Caficultura Latinoamericana*, IICA: Managua, Nicaragua.
 191. Tronconi, N. y Escoto, J.A., 1990. *Eficiencia de triadimenol en el control químico de la roya del café en Honduras*, in: *XI Simposio de Caficultura Latinoamericana*, IICA: San Salvador, El Salvador. p. 115-131.
 192. Tronconi, N., Palma, M.R., Suazo, G., Zaldívar, R., y Agurcia, R.D., 1995. *Periodo de incubación y generación de Hemileia vastatrix Berk & Br. en Honduras*, in: *V Seminario Nacional de Investigación y de Transferencia en Caficultura*, IHCAFE: Tegucigalpa, Honduras. p. 165-173.
 193. van der Plank, J.E., 1963. *Plant diseases: epidemics and control*, New York: Academic Press. 349 p.
 194. Van der Vossen, H.A.M., 2009. *The cup quality of disease-resistant cultivars of Arabica coffee (Coffea arabica)*. Experimental Agriculture. **45**(3): 323-332.
 195. van Maanen, A. y Xu, X.M., 2002. *Modelling plant disease epidemics*, in: *Workshop on Agriculturally Important Toxigenic Fungi*, Kluwer Academic Publ: Bari, Italy. p. 669-682.
 196. Vandermeer, J., Perfecto, I., y Liere, H., 2009. *Evidence for hyperparasitism of coffee rust (Hemileia vastatrix) by the entomogenous fungus, Lecanicillium lecanii, through a complex ecological web*. Plant Pathology. **58**(4): 636-641.
 197. Vasudeva, N. y Gopal, N.H., 1975. *Studies on leaf growth. V. The life span of coffee leaves in south*

- India*. Indian Coffee. **39**: 171-174.
198. Villegas-García, C. y Baeza-Aragón, C.A., 1990. *Diseminación de Hemileia vastatrix Berk. y Br. a nivel del árbol, en un foco natural*. Cenicafe. **41**(2): 39-49.
199. Waller, J.M., 1972. *Coffe rust in Latin America*. PANS. **18**(4): 402-408.
200. Walters, D.R. y Bingham, I.J., 2007. *Influence of nutrition on disease development caused by fungal pathogens: implications for plant disease control*. Annals of Applied Biology. **151**(3): 307-324.
201. Wellman, F.L., 1952. *Peligro de introducción de la Hemileia del café a las Américas*. Turrialba. **2**(2): 47-50.
202. Zadoks, J.C. y Schein, R.D., 1979. *Epidemiology and plant disease management*, New-York: Oxford University Press. 427 p.
203. Zadoks, J.C., 1999. *Reflections on space, time, and diversity*. Annual Review of Phytopathology. **37**: 1-17.
204. Zambolim, L., Silva-Acuña, R., Do Vale, F.X.R., y Chaves, G.M., 1992. *Influencia da produção do cafeeiro sobre o desenvolvimento da ferrugem (Hemileia vastatrix)*. Fitopatologia Brasileira. **17**: 32-35.